

**Intrasexueller Konkurrenzkampf
von ♂♂ der Gemeinen Spinnmilbe
Tetranychus urticae KOCH**

Margit Enders

Disbui. München

1989





Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41554827_0050

Intrasexueller Konkurrenzkampf von ♂♂ der Gemeinen Spinnmilbe

Tetranychus urticae KOCH

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades

des Fachbereiches Biologie

der Ludwig-Maximilians-Universität

München

vorgelegt von

Margit Enders

Seewiesen, Juni 1989

1. Berichterstatter: Prof. Dr. W. Wickler

2. Berichterstatter: Prof. Dr. G. Neuweiler

Tag der mündlichen Prüfung:

Inhaltsverzeichnis

Definitionen und Abkürzungen

Kapitel 1:

Beschreibung der Spinnmilben-Population im Freiland

Einleitung

Zur Biologie der Gemeinen Spinnmilbe

Material und Methoden

1. Charakterisierung des Wirtspflanzenvorkommens
2. Bestimmung der Blattfläche
3. Messung abiotischer Faktoren
4. Beobachtung und Handhabung
5. Dauerbeobachtungen von Kolonien
6. Aufnahme der Populationsdaten
7. Größenmessung
8. Auswertung

Ergebnisse

1. Untersuchungsgebiet
2. Vorkommen und Nutzung der Wirtspflanze
3. Temperatur und relative Luftfeuchte
4. Raubfeinde
5. Entwicklung der Population
6. Dichte quieszenter ♀-Deutonymphen, Dichte adulter ♂♂ und Operationales Geschlechterverhältnis während der Entwicklung einer Kolonie

7. Dichte quieszenter ♀-Deutonymphen, Dichte adulter ♂♂, Operationales Geschlechterverhältnis und Größe der ♂♂ während der Saison

Diskussion

1. Ökologie
2. Konkurrenzsituation

Literaturverzeichnis

Kapitel 2:

Rolle der ♂-Größe im Konkurrenzkampf der ♂♂

Einleitung

Material und Methoden

1. Wirtspflanze
2. Allgemeine Versuchsbedingungen
3. Versuchstyp I
4. Versuchstyp II
5. Formen aggressiver Interaktionen zwischen ♂♂
6. Bestimmung des Reproduktionserfolges der ♂♂
7. Auswertung

Ergebnisse

1. Verhalten des ♂ im Umfeld der Reifehäutung des ♀
2. Verfügbarkeit der ♀♀
3. Kämpfe zwischen ♂♂
4. Einfluß von Größe und Position der ♂♂ auf Kampfdauer, -intensität, -erfolg und -risiko

5. Dauer der Kopula und Kopula-Störungen

6. Alternativen

Diskussion

1. Kämpfe mit und ohne Bezug zum ♀
2. Auswirkungen der Kämpfe auf den Reproduktionserfolg größerer und kleinerer, bewachender ♂♂
3. Einfluß der ♂-Größe auf die Dauer der Kopula und Kopula-Störungen
4. Lauern und Abwandern

Literaturverzeichnis

Kapitel 3:

Optimieren der Bewachdauer

Einleitung

Material und Methoden

1. Versuchstyp III
2. Versuchstyp IV
3. Datengewinnung im Freiland
4. Selektivität der ♂♂
5. Auswertung

Ergebnisse

1. Einfluß der Größe quieszenter ♀-Deutonymphen auf die Wahl der ♂♂
2. Einfluß der Dichte quieszenter ♀-Deutonymphen, des Operationalen Geschlechterverhältnisses und der relativen Größe der ♂♂ auf die Selektivität der ♂♂

Diskussion

1. Einfluß der Größe quieszenter ♀-Deutonymphen auf die Bewachdauer der ♂♂
2. Beeinflussung der Selektivität größerer und kleinerer ♂♂ durch die Dichte quieszenter ♀-Deutonymphen und das Operationale Geschlechterverhältnis
3. Überlegungen zum Gesamtproduktionserfolg der ♂♂

Literaturverzeichnis

Zusammenfassung

Danksagung

Definitionen und Abkürzungen

Kolonie Alle auf einem Veilchenblatt angetroffenen Individuen wurden einer Kolonie zugerechnet. Die Population bestand aus vielen Kolonien, die über das Untersuchungsgebiet verstreut waren.

q♀DN steht für quieszente ♀-Deutonymphe, d.h. ein subadultes ♀ in der letzten Ruhephase vor der Reifehäutung.

Reife bezeichnet den zeitlichen Abstand einer quieszenten ♀-Deutonymphe von ihrer Reifehäutung.

OGV Operationales Geschlechterverhältnis gemäß der Definition von Emlen & Oring (1977). Es wurde pro Kolonie berechnet als

$$\text{OGV} = \frac{\text{Anzahl } \sigma\sigma}{\text{Anzahl } \sigma\sigma + \text{Anzahl q♀DN}}$$

Kapitel 1

Beschreibung der Spinnmilben-Population im Freiland



Einleitung

Die vorliegende Arbeit untersucht das Paarungsverhalten polygyner *Tetranychus*-♂♂. Die ♂♂ konkurrieren um die noch subadulten ♀♀, die sich - als sogenannte quieszente ♀-Deutonymphen - in der letzten Ruhephase vor der Reifehäutung befinden. Diese bewachen sie und verteidigen sie gegen Rivalen. Die quieszenten ♀-Deutonymphen locken ♂♂ zwar mit einem Pheromon an, wählen ihren Paarungspartner jedoch nicht aktiv. Auch verhalten sie sich vor und während der Kopula völlig passiv. Die Gemeine Spinnmilbe ist daher ideal geeignet, den Einfluß intrasexueller Selektion, deren Bedeutung als treibende Kraft der Evolution oft hervorgehoben worden ist (Halliday 1978; Parker 1979; Thornhill 1980), im Paarungsverhalten von ♂♂ zu untersuchen. Spinnmilben (*Tetranychidae*) sind Schädlinge an Kulturpflanzen und von großer wirtschaftlicher Bedeutung. Vertreter der Gattung *Tetranychus* sind weltweit verbreitet. Die Gemeine Spinnmilbe *Tetranychus urticae* zählt zu den besonders 'aggressiven' Schädlingen, da sie sich durch eine vergleichsweise hohe Populations-Wachstumsrate auszeichnet (Mitchell 1970, 1972; Sabelis 1985).

Alle bislang erschienenen Studien über das Verhalten der Gemeinen Spinnmilbe wurden an Labor- oder Gewächshaus-Stämmen durchgeführt (Cone et al. 1971a, 1971b; Overmeer 1972; Penman & Cone 1972, 1974; Potter 1978; Potter et al. 1976a, 1976b; Potter & Wrensch 1978; Everson & Addicott 1982). Da die evolutive Bedeutung des Verhaltens sich nur im Rahmen der natürlichen Lebensbedingungen einer Art abschätzen läßt, wurde in der vorliegenden Arbeit die Ökologie der Art und das Verhalten der ♂♂ im Freiland untersucht. Sofern Labortests unabdingbar waren, wurden dazu Milben verwendet, die der Freiland-

Population entstammten.

Dieses erste Kapitel beschreibt die Ökologie der Population und die Konkurrenzsituation der AA im Freiland.

Zur Biologie der Gemeinen Spinnmilbe

Die Gemeine Spinnmilbe lebt auf ihrer Wirtspflanze in Kolonien unterseits der Blätter. Mit Hilfe stechend-saugender Mundwerkzeuge punktiert sie einzelne Zellen und saugt sie aus. Dadurch wird der Nährstofftransport von Zelle zu Zelle unterbrochen und das Blatt zerstört.

Wie Hymenopteren sind Spinnmilben haplo-diploid. ♂♂ entstehen auf parthenogenetischem Weg, ♀♀ dagegen aus befruchteten Eizellen (Oliver 1971; Bolland et al. 1981; Helle & Pijnacker 1985). Die haploide Genexpression in den ♂♂ dürfte der Grund dafür sein, daß sich die Gemeine Spinnmilbe innerhalb weniger Generationen einem neuen Wirt anpaßt oder Acarizid-Resistenzen entwickelt (Gould 1979).

Ende April bis Anfang Mai trifft man in gemäßigten Breiten die ersten, jungen Kolonien im Freiland an. Gegründet werden sie von ♀♀ des Vorjahres, die den Winter in Diapause verbracht haben. Diapause-♀♀ treten am Ende jeder Saison auf, induziert durch abnehmende Tageslänge (Vaz Nunes & Veerman 1986) und hohe Befallsdichten. Sie werden noch im Herbst begattet. Zum Überwintern scharen sich die ♀♀ zusammen und suchen Schutz unter Baumrinde oder im Boden. Im darauffolgenden Frühjahr verlassen sie die Winterquartiere, besiedeln einzeln Wirtspflanzen und beginnen mit der Eiablage.

Es wird allgemein angenommen, daß die ♀♀ das Geschlechterverhältnis ihrer Nachkommen bestimmen und es der Situation entsprechend festlegen (Overmeer & Harrison 1969; Charnov 1982; Young et al. 1986). Der Mechanismus dafür ist jedoch nach wie vor ungeklärt (Helle & Pijnacker 1985). ♀♀, die einzeln zur Eiablage kommen, produzieren 2 bis 4 mal

mehr Töchter als Söhne (Young et al. 1986; Krainacker & Carey 1988).

Wie bei den meisten Arthropoden sind reproduktive Phase, Eiablagerrate und Entwicklungsdauer der Gemeinen Spinnmilbe temperaturabhängig (Boudreaux 1963; Hussey & Parr 1963; Laing 1969; Hazan et al. 1975; Shih et al. 1976; Ferro & Chapman 1979; Carey & Bradley 1982).

Tetranychus-♀♀ haben nur eine reproduktive Phase. Sie dauert bei 24°C im Mittel 15 d (Carey & Bradley 1982). Die ♀♀ beginnen etwa 1 d nach der Reifehäutung mit der Eiablage und setzen sie bis kurz vor dem Tod fort. Sie zeigen dabei ein charakteristisches Eiablagemuster (Shih 1979): Sowohl die Eiablagerrate als auch der Anteil befruchteter Eier steigen bis zum Ende des zweiten Drittels der reproduktiven Phase an und nehmen dann wieder ab. Die ersten abgelegten Eier eines ♀ sind immer unbefruchtet (Van Zon et al. 1964). In neu gegründeten Kolonien schlüpfen daher zunächst ♂♂. Gegen Ende der reproduktiven Phase werden ebenfalls nur Söhne produziert.

Die Entwicklung ist paurometabol. Sie verläuft über Ei, Larve, Protonympe und Deutonympe zum Adult. Larven-, Protonymphen- und Deutonymphen-Stadium setzen sich aus einer aktiven Freßphase und einer etwa gleich langen Ruhephase (Quieszenz) zusammen. Am Ende jedes Stadiums findet eine Häutung statt. Für die Entwicklung von *T. urticae* sind Temperaturen zwischen 24°C und 29°C optimal. Von der Eiablage bis zum Schlupf des geschlechtsreifen Tieres vergehen unter optimalen Bedingungen 6 d (bei 29°C) bis 10 d (bei 24°C). Je nach Temperatur dauert die Entwicklung der ♂♂ 12 h (bei 29°C) bis 17 h (bei 24°C) länger als die der ♀♀ (Herbert 1981; Carey & Bradley 1982).

Relative Luftfeuchte beeinflusst die Mortalitätsrate der Subadulten (Ferro & Chapman 1979). Der für *Tetranychus urticae* optimale Bereich liegt zwischen 25 % und 30 % relativer Luftfeuchte (Nickel 1960).

Steigt die Luftfeuchte darüber hinaus, nimmt die Mortalitätsrate der

Subadulten rasch zu.

Spinnmilben produzieren Seide in Drüsen, die im Prosoma, d.h. im vorderen Teil des Körpers, liegen. Der Seidenfaden wird über die Pedipalpen abgegeben (Mothés & Seitz 1981). Die Funktionen der Seide sind mannigfaltig: Das Protein der Seide und ebenso die Exkrete, die in das Gespinst abgelegt werden, sind hygroskopisch (Gerson 1979).

Spinnmilben schützen sich vor zu großen Schwankungen des Mikroklimas, indem sie ihren Lebensraum mit einem Gespinst überziehen. Das Gespinst bietet auch teilweise Schutz vor Raubfeinden (McMurthy et al. 1970).

♂♂ nutzen ihr Spinnvermögen im Kampf um ♀-Deutonymphen: Durch Umwickeln mit Seide wird der Gegner immobilisiert.

Material und Methoden

Eine freilebende Spinnmilben-Population in einem Wäldchen bei Montpellier, Südfrankreich, wurde von Mai bis Oktober 1986 und von Mai bis Juli 1987 untersucht. Proben wurden regelmäßig vom 2. Juni bis 11. Juli (Phase 1) und vom 1. September bis 13. Oktober (Phase 2) 1986, sowie vom 25. Mai bis 8. Juli 1987 (Phase 1) entnommen.

Bei der Population handelte es sich um die rote Form der Art *Tetranychus urticae*. Diese wurde lange Zeit als eigene Art angesehen und ging deshalb als *T. cinnabarinus* in die Literatur ein, ist jedoch mit *T. urticae* Koch identisch (Dupont 1979; Gutierrez, persönliche Mitteilung). Als Wirtspflanze diente den Spinnmilben das Wohlriechende Veilchen *Viola odorata* Linné.

1. Charakterisierung des Wirtspflanzenvorkommens

Um das Wirtspflanzenvorkommen abschätzen zu können, wurde jeweils zu Beginn der Saison die Verteilung der Wirtspflanzen im Untersuchungsgebiet ermittelt. Nach üblichen Methoden wurden dazu Transsekte durch das Untersuchungsgebiet gelegt und die Anzahl der Veilchenpflanzen pro 1 m² bestimmt.

2. Bestimmung der Blattfläche

Um die ♀DN- und ♂-Dichten in den Kolonien errechnen zu können, mußten die Blattflächen bestimmt werden; sie wurden über das Gewicht ermittelt. Da große und alte Blätter stärker sklerotisiert und damit unverhältnismäßig schwerer sind als kleine und junge, wurden die

Blattflächen vor dem Wiegen auf Papier umkopiert. Eine Eichkurve ergab den Umrechnungsfaktor: 1 mg Papier entsprach 12.5 mm² Blattfläche.

3. Messung abiotischer Faktoren

Die Lebensweise von Spinnmilben wird in vieler Hinsicht von Temperatur und relativer Luftfeuchte geprägt (siehe S.5). Um die Ergebnisse aus beiden Jahren der Untersuchung vergleichen zu können, wurden im Freiland Temperatur und relative Luftfeuchte gemessen. Die Laborversuche (siehe Kapitel 2 und 3) wurden im Rahmen dieser im Freiland vorgefundenen Bedingungen durchgeführt.

Temperatur und relative Luftfeuchte wurden täglich um 8.30 Uhr, 13.30 Uhr und 18.30 Uhr gemessen. Der Meßpunkt befand sich innerhalb eines dichten Bestandes von Veilchensprossen in Höhe der Blätter, d.h. etwa 20 cm über dem Boden. Pro Messung wurde 3 mal in Abständen von 20 sec ein Wert notiert. Die Thermofühler (Nickel/Chrom Nickel) waren permanent im Gebiet ausgelegt. Für die Messungen wurde das Meßgerät (Therm 2220-5, AMR Ahlborn Meß- und Regeltechnik, Holzkirchen) angesteckt und etwa 5 min lang angeglichen. Das Hygrometer (Hygrotest 6400, Testotherm, Leuzkirch) wurde ebenfalls 5 min vor einer Messung am Meßpunkt angebracht.

4. Beobachtung und Handhabung

Die winzigen Tiere (Körperlänge 0.3 - 0.6 mm) wurden unter dem Binokular (Wild M 3) beobachtet. Im Freiland reichte das Tageslicht zur Beleuchtung völlig aus. Bei allen Arbeiten im Labor sorgte eine Kaltlichtlampe (GKL 300, Gossen) für genügend Licht.

Am besten ließen sich die einzelnen Milben mit einer sehr feinen Präpariernadel handhaben, indem man sie mit etwas Gespinstseide auf-

nahm. Daran blieb das Tierchen hängen und konnte aus der Kolonie entfernt werden. Diese Manipulation beeinträchtigte die Tiere nur wenig oder gar nicht: Sie verhielten sich nach dem Übertragen völlig normal.

5. Dauerbeobachtungen von Kolonien

1987 wurde die Veränderung der Konkurrenzsituation für ♂♂, d.h. die Veränderung der ♂- und der ♀DN-Dichte und des OGV, im Laufe der Entwicklung einer *Tetranychus*-Kolonie dokumentiert.

Hierzu wurden 16 Wirtspflanzen aus dem Untersuchungsgebiet entnommen, einzeln eingetopft und auf zwei Blätter zurückgeschnitten. Auf je eines der Blätter wurden drei ♀♀ übertragen, die etwa 5 Tage zuvor geschlüpft waren. Die infizierten Pflanzen blieben zunächst drei Tage im Labor. Am vierten Tag nach der Übertragung wurden die Pflanzen genau an die Stellen im Untersuchungsgebiet zurückgesetzt, von denen sie ursprünglich stammten. Vom 17.Mai bis zum 2.Juli wurde täglich die Anzahl der quieszenten ♀-Deutonymphen und der adulten ♂♂ gezählt. Nach dem 2.Juli mußte der Versuch abgebrochen werden, da zum einen die Blätter meist in schlechtem Zustand waren, und zum anderen die vielen leeren Exuvien und das nun dichtere Gespinst die Kontrollen erschwerten. Am Ende des Versuchs wurden zur Bestimmung der ♂- und ♀DN-Dichte die Blattflächen vermessen (siehe unten).

6. Aufnahme der Populationsdaten

Im Hinblick auf die Konkurrenz der ♂♂ wurde das zeitliche Verteilungsmuster von ♀DN-Dichte, ♂-Dichte und OGV erfaßt. Dazu wurden an drei Tagen pro Woche vormittags zufallsgemäß Proben aus der Population entnommen. Um die Population durch die Probenentnahme nicht zu

beeinträchtigen, wurde die Anzahl Proben so gering wie möglich gehalten. Außerdem wurden nahezu alle in den Proben vorgefundenen, adulten ♀♀ wieder ins Untersuchungsgebiet zurückgesetzt.

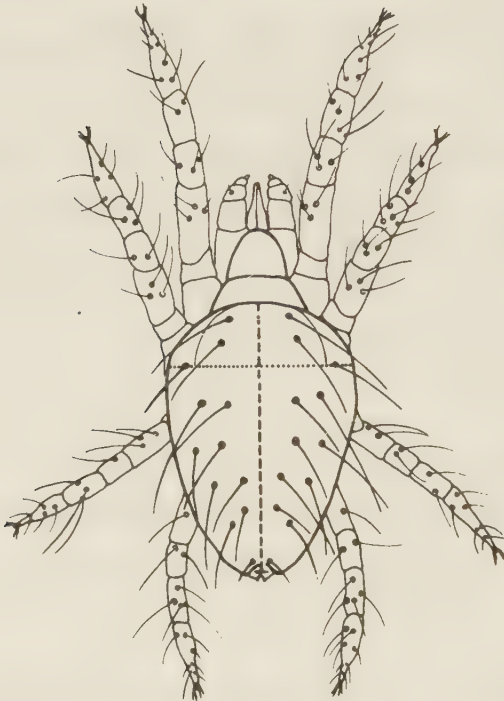
Die Blattproben wurden mit der Oberseite nach unten auf feuchtes Fließpapier in eine Petrischalenhälfte (ø 9 cm) gelegt. Sie waren damit fixiert, vor Austrocknung geschützt, konnten ohne Beeinträchtigung der Tiere transportiert und unter dem Binokular kontrolliert werden. Für jede Probe wurde sofort nach ihrer Entnahme die Zahl quieszenter ♀-Deutonymphen und adulter ♂♂, sowie das Vorkommen von Räubern festgehalten. Anschließend wurden alle quieszenten ♀-Deutonymphen und alle ♂♂ abgesammelt, präpariert bzw. inkubiert (siehe Kapitel 3) und das Blatt zur Flächenbestimmung gepreßt.

7. Größenmessung

Nach einer Probenentnahme wurden von den ♂♂ Flachpräparate für die Größenmessung hergestellt. Mitchell (1972) zeigte anhand von Gewichtsdaten, daß ♂♂ nach der Reifehäutung nicht mehr wachsen. Deshalb konnte die Größe der ♂♂ ungeachtet ihres Alters bestimmt werden.

Zur Herstellung eines Flachpräparates gibt man das betreffende Tier auf einen Objektträger mit einem Tropfen *Hoyer's Medium* (Zusammensetzung siehe Krantz 1978) und bedeckt es mit einem Deckglas. Die Lösung hat die Eigenschaft, in das Tier einzudringen und bei vorsichtigem Erwärmen den Körperinhalt durch die hintere Körperöffnung auszutreiben. Dabei bleibt das relativ weiche Exoskelett unbeschadet und das Tier liegt flachgestreckt zwischen den beiden Gläschen. Als Maß für die Größe galt die Körperfläche, zur besseren Näherung an die Körperform als Ellipsenfläche berechnet. Die Lage der Meßstrecken für Körperlänge und Körperbreite ist in Abb.1.1. wiedergegeben. Beide

wurden auf $1.5 \mu\text{m}$ genau gemessen. Dies ergab für die Körperlänge eine Meßungenauigkeit von 0.6 % und für die Körperbreite von 0.9 %. Diese Fehlerquelle wurde bei der Auswertung entsprechend berücksichtigt.



---|--- 100 μm
 ----- Körperlänge
 Körperbreite

Abb. 1.1. Lage der Meßstrecken. Zeichnung eines flachpräparierten ♂.

8. Auswertung

Die Stichprobengrößen für die verschiedenen Auswertungen sind unterschiedlich und auch die Zeiträume, aus denen die einzelnen Datensätze stammen, decken sich nicht immer vollständig. Dies hat versuchstechnische Gründe.

Für die Auswertung wurden gängige statistische Verfahren herangezogen (Siegel 1956; Sachs 1971; Conover 1980; Sokal & Rohlf 1981; Bortz 1985), die zum großen Teil im 'Statistical Package for the Social Sciences' (SPSS^X) zur Verfügung standen.

Die Signifikanzen der Ergebnisse sind mit zweiseitiger Irrtumswahrscheinlichkeit angegeben.

Für die in Abb.1.7. dargestellten Regressionen wurden die Daten transformiert: Die $q\phi$ DN-Dichte wurde zur Basis 10 logarithmiert und das OGV einer Arcsin-Transformation ($\sin^{-1}\sqrt{OGV}$) unterzogen.

Ergebnisse

1. Untersuchungsgebiet

Die Freiland-Untersuchung wurde in Südfrankreich durchgeführt, da das warme und niederschlagsarme Klima ideale Bedingungen für die Entwicklung der Population und damit eine möglichst lange Saison im Freiland versprach. Darüberhinaus war mit heftigem Regen, dem ärgsten Feind von Spinnmilben, in Südfrankreich seltener zu rechnen als in weiter nördlich gelegenen Regionen.

Das Untersuchungsgebiet befand sich in einem Wäldchen auf dem Gelände der Fakultät für Biologische Wissenschaften der Universität von Montpellier. In diesem Gebiet wurden weder Acarizide noch Insektizide ausgebracht, was ein ungestörtes Heranwachsen der Spinnmilben-Population und ihrer Raubfeinde erwarten ließ.

Das Wäldchen war etwa 1450 m² groß, ringsum von Wegen gesäumt und durch einen Graben und unterschiedlichen Bewuchs dreigeteilt (Abb.1.2.). Westlich des Grabens lag das eigentliche Untersuchungsgebiet (Abb.1.3.). Auf einer Fläche von 630 m² dehnte sich ein lichter Bestand von mediterranen Hartlaubgehölzen aus. Der Waldboden war bedeckt mit einer dichten Krautschicht. In dieser herrschte das Wohlriechende Veilchen (*Viola odorata*, Violaceae) vor, das den Spinnmilben als Wirtspflanze diente. Nördlich wurde das Untersuchungsgebiet von einer Bambuspflanzung begrenzt. Östlich des Grabens schloß sich das mit Sträuchern und Jungholz dicht bestandene dritte Teilgebiet des Wäldchens an. In den beiden zuletzt genannten Gebieten fehlte die Krautschicht oder war nur schütter ausgebildet. Das Wohlriechende Veilchen kam dort nicht vor.

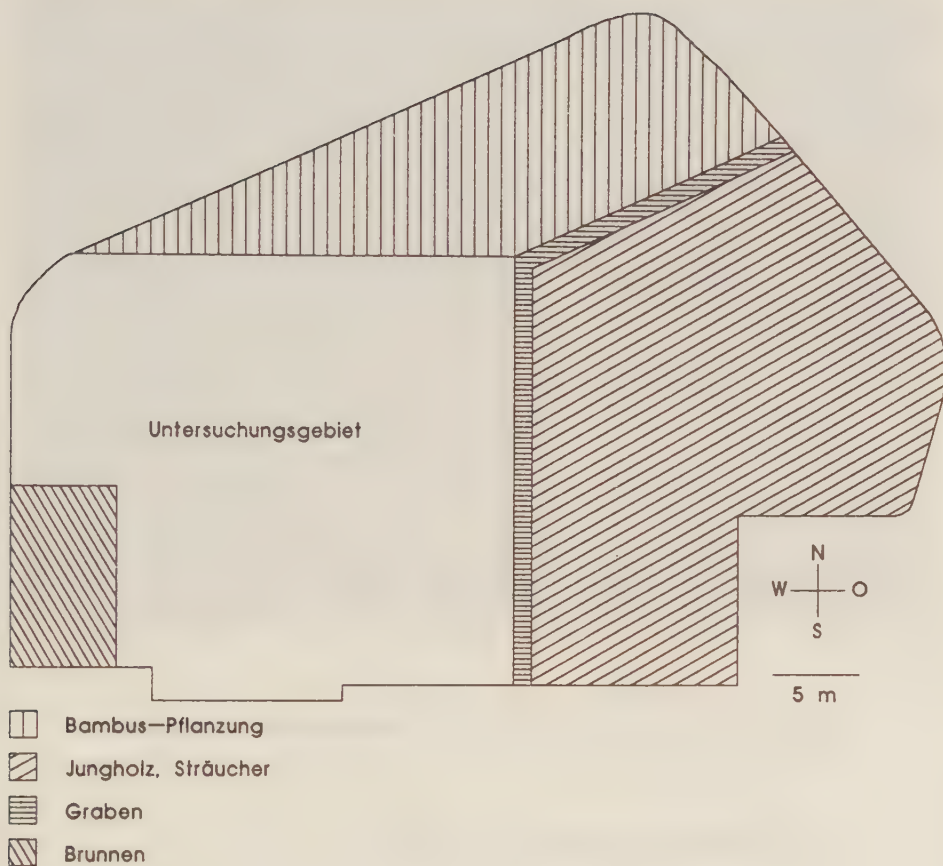


Abb. 1.2. Skizze von Lage und Ausdehnung des Wäldchens, in dem das Untersuchungsgebiet lag.

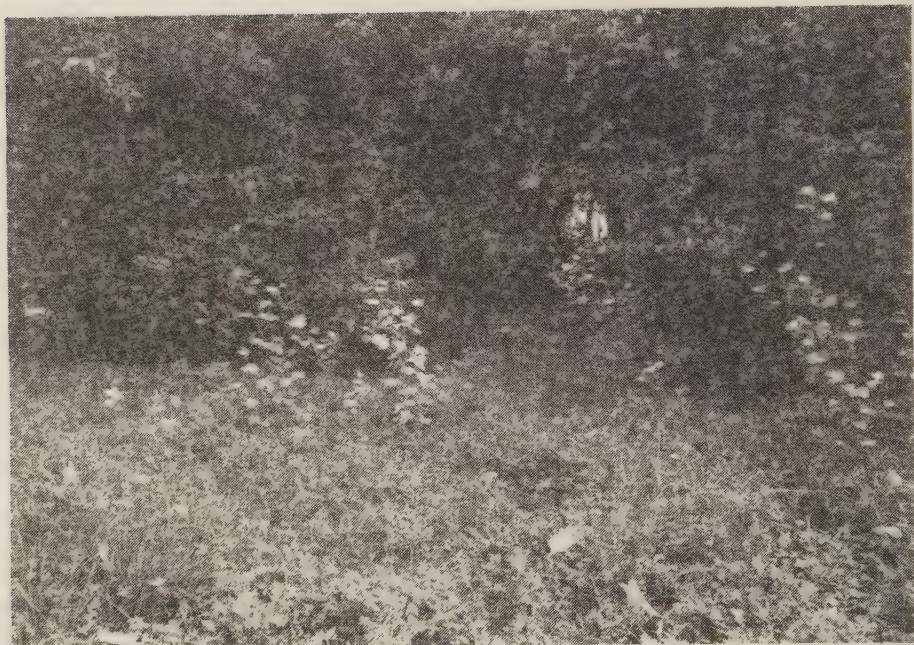


Abb. 1.3. Das Untersuchungsgebiet. Blick vom Brunnen in östlicher Richtung.

2. Vorkommen und Nutzung der Wirtspflanze

Trotz ihrer hohen Anpassungsfähigkeit an die unterschiedlichsten Pflanzen bevorzugen Spinnmilben bestimmte Wirtstypen (Wharton & Baker 1952), was Auswirkungen auf die Verbreitung der Population haben sollte. Daher wurde untersucht, wie die *Tetranychus*-Population das Angebot an Wirtspflanzen nutzte.

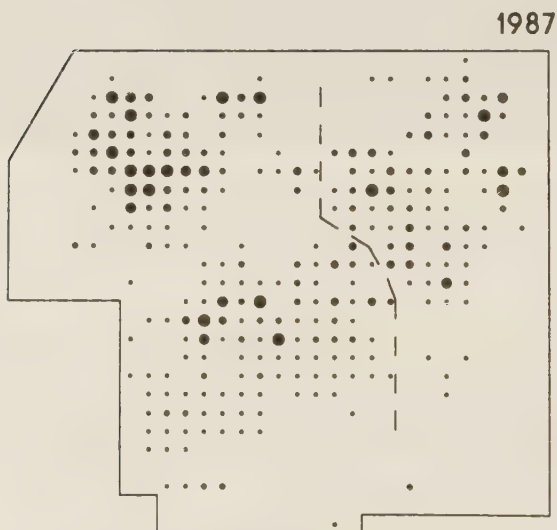
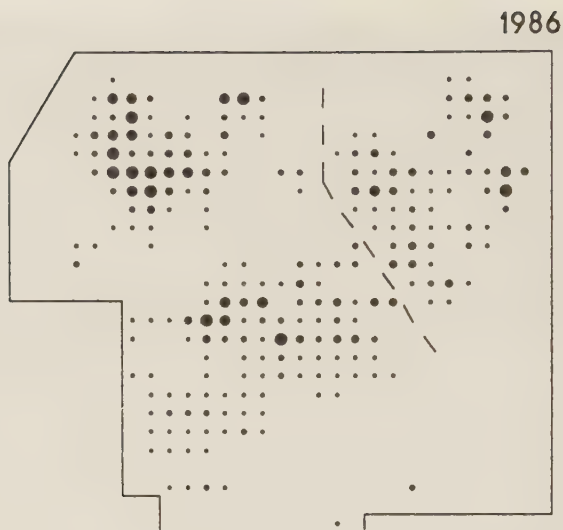
Im Untersuchungsgebiet kamen mehrere potentielle Wirtspflanzenarten vor. *T. urticae* wurde jedoch nahezu ausschließlich auf dem Wohlriechenden Veilchen angetroffen.

Das Wirtspflanzenvorkommen hatte sich vom Beginn des ersten Jahres der

Untersuchung zum Beginn des zweiten Jahres etwas ausgedehnt. 1986 verteilten sich ca. 1400 Sprosse auf 230 m², 1987 dagegen bedeckten 1860 Sprosse 270 m². Bezogen auf diese Flächen war zwischen beiden Jahren jedoch kein signifikanter Unterschied bezüglich der Veilchen-Dichten festzustellen (U-Test. $p > 0.05$). Die Blattflächen waren 1986 im Mittel 9.5 cm² ($\bar{x}$, 1.Quartil = 6.8 cm², 3.Quartil = 14.3 cm², $n = 133$) und 1987 18.0 cm² groß (1.Quartil = 14.3 cm², 3.Quartil = 22.4 cm², $n = 127$). Damit waren sie 1987 fast doppelt so groß wie im Vorjahr (U-Test. $p < 0.001$).

In beiden Jahren wurden 30 % bis 50 % der Wirtspflanzen entweder gar nicht genutzt oder nur kurzzeitig von Spinnmilben besiedelt. Der Befall beschränkte sich im Wesentlichen auf den westlichen Teil des Gebietes (links der gestrichelten Linie in Abb.1.4.). Aber auch hier gab es während der Saison zahlreiche Pflanzen, die nicht besiedelt wurden. Auf den Veilchen im östlichen Teil (rechts der gestrichelten Linie in Abb.1.4.) wurden nur sehr selten *Tetranychus*-Kolonien gefunden. Die Pflanzen standen dort schattiger, waren im Wuchs kräftiger und hatten stärker sklerotisierte Blattspreiten als die Pflanzen im stark befallenen Gebiet.

Experimentelle Besiedelungsversuche zeigten, daß zwar die freien Pflanzen im westlichen Teilgebiet von adulten ♀♀ angenommen wurden, nicht aber die im östlichen Teilgebiet. Auf letzteren hielten sich ausgesetzte ♀♀ nur kurzzeitig auf.



Wirtspflanzen Dichte (Sprosse/m²)

• 1–5 • 6–10 • 11–15 • 16–20 • 21–40

Abb. 1.4. Verteilung der Veilchen im Untersuchungsgebiet. Sie wurde in beiden Jahren zu Beginn der Saison ermittelt. Die gestrichelten Linien trennen das Gebiet in den stark befallenen, westlichen und den nur wenig befallenen, östlichen Teil.

3. Temperatur und relative Luftfeuchte

Bezogen auf Phase 1 war es 1986 insgesamt wärmer, herrschte niedrigere relative Luftfeuchte und gab es weniger Niederschläge als 1987.

Temperatur und relative Luftfeuchte wurden dreimal täglich in Höhe der Kolonien gemessen (zum Verlauf der Temperatur siehe Abb.1.5.). 1986 stieg die Temperatur von der 23. bis zur 28.Woche (Phase 1) an. Der niedrigste Wert betrug 12.8°C, der höchste immerhin 34.0°C. Von der 37. bis zur 41.Woche (Phase 2) veränderte sich die Temperatur wenig. Sie bewegte sich zwischen 16.4°C (Minimum) und 28.0°C (Maximum). Gegen Ende der Saison war eine leicht absteigende Tendenz zu verzeichnen. 1987 kam es nach anfänglichem Temperaturanstieg in der 22. und 23.Woche zu einem drastischen Rückgang der Temperatur. Das Wochenmittel der Mittagstemperatur lag in der 25.Woche um 14.4°C niedriger als im Vergleichszeitraum des Vorjahres. Danach stieg die Temperatur wieder langsam an, blieb aber immer unter der des Vergleichszeitraumes von 1986. Als niedrigste Temperatur wurden in diesem Zeitraum 10.0°C und als höchste 32.1°C festgestellt.

1986 wurden in der ersten Phase tagsüber relative Luftfeuchten von 28.9 % bis 86.5 % und in der zweiten Phase von 42.7 % und 96.2 % gemessen. 1987 lagen die Werte zwischen 42.4 % und 96.4 %. Damit erreichte die relative Luftfeuchte Werte, die teilweise weit außerhalb des für *T.urticae* optimalen Bereiches lagen. Es ist allerdings anzunehmen, daß das Mikroklima auf den Blattunterseiten durch die hygroskopischen Eigenschaften des Gespinstes und der Exkrete gegen allzu große Schwankungen der relativen Luftfeuchte abgepuffert war (siehe S.6).

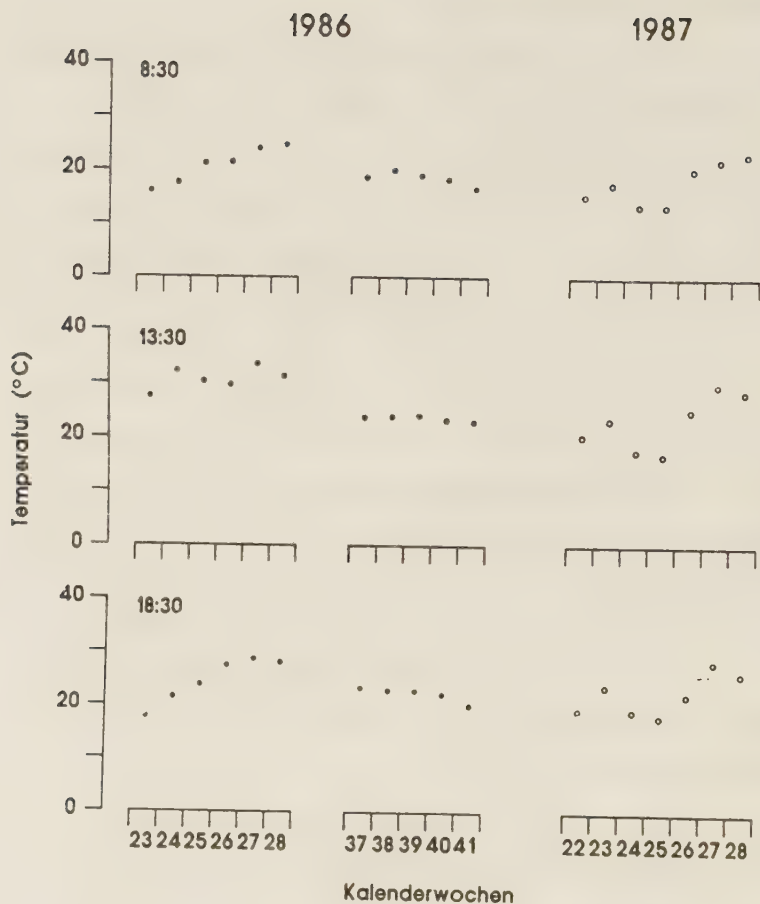


Abb. 1.5. Temperaturverlauf in Höhe der Kolonien. Dargestellt ist das arithmetische Mittel aller in einer Kalenderwoche für je eine Tageszeit erhaltenen Meßwerte.

4. Raubfeinde

In den Spinnmilben-Kolonien waren einige ihrer natürlichen Feinde anzutreffen: eine Gallmücke, ein Thrips und drei Raubmilben-Arten.

Therodiplosis persicae Kieffer (Diptera:Cecidomyiidae) ist eine kleine (Körperlänge: 2 - 3 mm), räuberische Gallmücke. Das ♀ legt seine Eier in einer Spinnmilben-Kolonie ab. Sie entwickeln sich dort zur Imago. Während der Made ausschließlich subadulte Spinnmilben als Beute dienen, frißt die Imago auch adulte.

T. persicae wurde 1986 während der ersten Phase häufiger (in 22.2 % der Kolonien, n = 99) angetroffen als in der zweiten (5.1 %, n = 198). 1987 war *T. persicae* in relativ mehr Kolonien (43.8 %, n = 128) vertreten als im Vergleichszeitraum des Vorjahres. In den Kolonien wurden fast ausschließlich Maden und Puppen, nur einmal eine Imago gefunden.

Die subadulten Stadien von *Scolothrips longicornis* Prisner (Thysanoptera:Thripidae) entwickeln sich ebenfalls in den Kolonien der Spinnmilben.

1986 fand sich *S. longicornis* eher sporadisch ein, d.h während der ersten Phase in 6.1 % (n = 99) und während der zweiten in 1.5 % (n = 198) der Kolonien. 1987 dagegen wurde dieser Räuber in 25.8 % (n = 128) der Kolonien angetroffen. Der bis 1 mm große Räuber wurde nie an quieszenten ♀-Deutonymphen und Adulten gesehen.

Typhlodromus tiliaurum Oudemans, *Neoseiulus aurescens* Athias-Henriot und *Amblydromella reeki* Wainstein zählen zu den Raubmilben (Phytoseiidae). Sie sind außerordentlich flinke Räuber und entsprechen in der Körpergröße ihren Beutetieren. Ähnlich *S. longicornis* wurden diese Raubmilben nur an den subadulten Stadien der Spinnmilben, aber nie an quieszenten ♀-Deutonymphen beobachtet.

In den Kolonien wurden häufig leergesaugte Eihüllen und Exuvien sub-adulter Spinnmilben gefunden, nie aber leergesaugte Exuvien adulter ♂♂, adulter ♀♀ und quieszenter ♀-Deutonymphen. Die Räuber vernichteten in beiden Jahren (Phase 1) einen großen Teil der Subadulten; gegenüber ♂♂, ♀♀ und quieszenten ♀-Deutonymphen bestand jedoch kein Räuberdruck.

5. Entwicklung der Population

1986 wurden die ersten adulten *Tetranychus*-♀♀ bei der Probennahme am 5.Mai entdeckt. Zunächst fand sich meist 1 ♀, selten 2 ♀♀ auf der Unterseite der Veilchenblätter. Etwa 2 Wochen später waren bereits vereinzelt adulte ♂♂ und/oder quieszente ♀-Deutonymphen in den Kolonien anzutreffen. Am 2.Juni war die Population insgesamt so gut entwickelt, daß über 4 Wochen hinweg regelmäßig Proben genommen werden konnten. Am Ende dieser ersten Phase der Besiedelung waren die Kolonien - wahrscheinlich aufgrund der Raubfeinde - in derart schlechtem Zustand, daß eine planmäßige Bearbeitung nicht mehr möglich war. Bald darauf wurden nur noch verlassene Kolonien gefunden. Erst ab dem 25.August traten wieder vereinzelt adulte ♀♀, ab dem 1.September dann adulte ♂♂ und/oder quieszente ♀-Deutonymphen auf. In der zweiten Phase fanden sich in den Kolonien vergleichsweise wenige Räuber ein (siehe S.20 und S.21). Das Ende dieser Besiedelungsphase war bedingt durch sinkende Temperaturen und abnehmende Tageslänge (siehe S.4).

1987 begannen die ersten adulten ♀♀ bereits Ende April mit der Eiablage. Ähnlich dem Vorjahr war es meist 1 ♀, seltener waren es 2 oder mehr ♀♀ pro Blatt. Knapp 2 Wochen später wurden adulte ♂♂ und/oder quieszente ♀-Deutonymphen in den Kolonien vorgefunden. Vom 25.Mai bis zum 8.Juli, d.h. 7 Wochen lang, konnten regelmäßig Proben entnommen werden. Auch 1987 setzten den Spinnmilben zahlreiche Räuber

zu. Gegenüber dem Vorjahr starteten die Kolonien etwas zeitiger und entwickelten sich zunächst genauso rasch, im Zeitraum der Probenentnahme dann aber langsamer. Letzteres ist auf die vergleichsweise kühlere Witterung zurückzuführen.

6. Dichte quieszenter ♀-Deutonymphen, Dichte adulter ♂♂ und Operationales Geschlechterverhältnis während der Entwicklung einer Kolonie

Die Konkurrenzsituation unter den ♂♂ einer Kolonie hängt davon ab, wie dicht quieszente ♀-Deutonymphen vorkommen und wieviele Rivalen vorhanden sind. Sie sollte Einfluß auf Verhalten und Fortpflanzungserfolg der ♂♂ haben. Daher wurde 1987 anhand von 16 Kolonien die Veränderung der q♀DN-Dichte, der ♂-Dichte und des OGV über einen Zeitraum von 48 d im Freiland dokumentiert (Abb.1.6.). In dieser Zeit reiften in den Kolonien zwei Generationen heran, wobei die Auswirkungen der ersten auf die oben genannten Kolonie-Parameter vollständig, die der zweiten aus versuchstechnischen Gründen (siehe S.9) nur noch teilweise erfaßt werden konnten.

15 d, nachdem jeweils 3 adulte ♀♀ auf eine Pflanze übertragen worden waren, schlüpften als erstes adulte ♂♂. Die ersten quieszenten ♀-Deutonymphen wurden am 17.Tag, also 2 d später, in den Kolonien angetroffen. Während die ♂-Dichte langsam, d.h. innerhalb von 10 d, anstieg und zunächst im Mittel nur 0.2 ♂/cm^2 erreichte, nahm die q♀DN-Dichte sehr viel rascher - in nur 5 d - zu und erreichte eine mittlere Dichte von 0.37 q♀DN/cm^2 . Generell fluktuierte die q♀DN-Dichte stärker als die ♂-Dichte. Letztere folgte der Abnahme der q♀DN-Dichte mit Verzögerung nach.

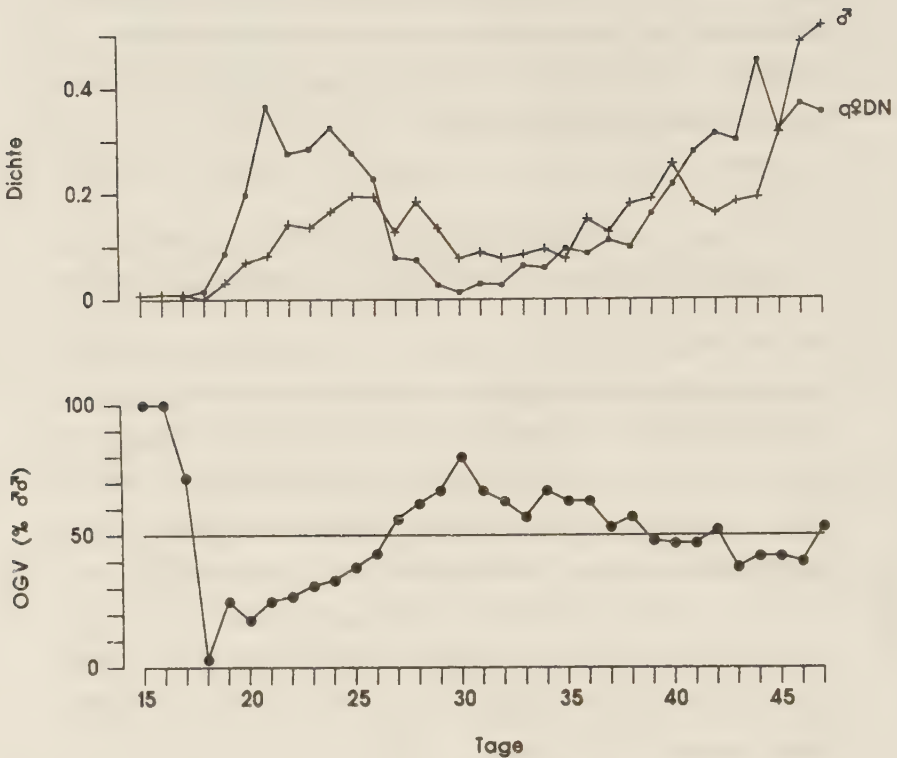


Abb. 1.6. Veränderung der $q♀DN$ -Dichte, $♂$ -Dichte und des OGV. Dargestellt ist der Median ($n = 16$). Auf die Quartile wurde aus Gründen der Übersichtlichkeit verzichtet. An der Abszisse sind die Tage vom Beginn des Versuchs eingetragen. ($·$: $q♀DN/cm^2$, $+$: $♂/cm^2$)

Da sich $q♀DN$ -Dichte und $♂$ -Dichte unterschiedlich entwickelten, veränderte sich das OGV folgendermaßen: In den ersten Tagen der neu schlüpfenden Generation (15. bis 18.Tag) waren nahezu nur $♂♂$ vorhanden. Erst danach überwogen 9 d lang die quieszenten $♀$ -Deutonymphen. Vom 27. bis zum 38.Tag aber waren wieder die $♂♂$ in der Überzahl.

Das Heranreifen der zweiten Generation hatte zur Folge, daß sich das OGV danach leicht in Richtung quieszenter $♀$ -Deutonymphen verschob. Am

vorletzten Tag des Versuchs zeichnete sich dann erneut ein Anstieg ab. Die Veränderung der $q\varnothing$ DN-Dichte ist auf das charakteristische Eiablagemuster von *Tetranychus*- $\varnothing\varnothing$ zurückzuführen: Die $\varnothing\varnothing$ legen ihre Eier sukzessiv, wobei sowohl die Eiablagerrate als auch der Anteil befruchteter Eier bis zum Ende des zweiten Drittels der reproduktiven Phase steigt und dann wieder abnimmt (Shih 1979).

Für die Veränderung der $\varnothing$ -Dichte war in beschränktem Umfang ebenfalls das Eiablagemuster verantwortlich. Als weiterer wichtiger Parameter kommt jedoch das Abwandern der $\varnothing\varnothing$ in Betracht: Unter den im Freiland herrschenden Temperaturen dürften die $\varnothing\varnothing$ 10 d bis 15 d lang fortpflanzungsfähig gewesen sein. Nur durch Abwandern von $\varnothing\varnothing$ ist zu erklären, daß vom 28. bis 30.Tag nach dem Rückgang der $q\varnothing$ DN-Dichte auch die $\varnothing$ -Dichte abnahm. Die Mortalität der $\varnothing\varnothing$ spielte in diesem Zeitraum für die Veränderung der $\varnothing$ -Dichte keine Rolle.

7. Dichte quieszenter $\varnothing$ -Deutonymphen, Dichte adulter $\varnothing\varnothing$, Operationales Geschlechterverhältnis und Größe der $\varnothing\varnothing$ während der Saison

Für den Vergleichszeitraum (Phase 1) ergab sich insgesamt folgendes Bild: 1986 betrug die $\varnothing$ -Dichte in den Kolonien im Mittel $0.27 \varnothing/\text{cm}^2$ ($\bar{x}$, 1.Quartil = $0.13 \varnothing/\text{cm}^2$, 3.Quartil = $0.67 \varnothing/\text{cm}^2$, $n = 69$), die Dichte der quieszenten $\varnothing$ -Deutonymphen $0.26 q\varnothing$ DN/ cm^2 ($\bar{x}$, 1.Quartil = $0.26 q\varnothing$ DN/ cm^2 , 3.Quartil = $0.61 q\varnothing$ DN/ cm^2 , $n = 69$). 1987 wurden im Mittel Dichten von $0.21 \varnothing/\text{cm}^2$ ($\bar{x}$, 1.Quartil = $0.09 \varnothing/\text{cm}^2$, 3.Quartil = $0.53 \varnothing/\text{cm}^2$, $n = 116$) und $0.14 q\varnothing$ DN/ cm^2 ($\bar{x}$, 1.Quartil = $0.01 q\varnothing$ DN/ cm^2 , 3.Quartil = $0.37 q\varnothing$ DN/ cm^2 , $n = 116$) vorgefunden. Während es bezüglich der $\varnothing$ -Dichten keinen signifikanten Unterschied zwischen beiden Jahren gab (U-Test. $p > 0.05$), lagen die $q\varnothing$ DN-Dichten 1986 höher als 1987 (U-Test. $p = 0.05$). 1986 unterschieden sich $\varnothing$ -Dichten und $q\varnothing$ DN-Dichten nicht (U-Test. $p > 0.05$), 1987 wurden für $\varnothing\varnothing$ höhere Dichten fest-

gestellt als für quieszente ♀-Deutonymphen (U-Test. $p < 0.01$).

In der ersten Phase von 1986 lag das OGV im Mittel bei 58.0 % ♂♂ ($\bar{x}$, 1.Quartil = 50.0 % ♂♂, 3.Quartil = 69.8 % ♂♂, $n = 69$), in der zweiten bei 50 % ♂♂ ($\bar{x}$, 1.Quartil = 48.9 % ♂♂, 3.Quartil = 72.0 % ♂♂, $n = 30$). 1987 war es mit 64 % ♂♂ ($\bar{x}$, 1.Quartil = 50.0 % ♂♂, 3.Quartil = 100 % ♂♂, $n = 116$) zwar etwas mehr in Richtung der ♂♂ verschoben als im Vergleichszeitraum des Vorjahres, jedoch nicht signifikant verschieden davon (U-Test. $p > 0.05$).

Zwischen q̄DN-Dichte und OGV ließ sich nur ein schwacher Zusammenhang finden (Abb.1.7.): In beiden Jahren sank das OGV mit steigender q̄DN-Dichte nur wenig. Das Ergebnis spricht dafür, daß beide für die Konkurrenz der ♂♂ wichtigen Faktoren in den Kolonien sehr variabel kombiniert waren.

Bezogen auf den Vergleichszeitraum betrug die mittlere ♂-Größe 1986 $602 \cdot 10^2 \mu m^2$ ($\bar{x}$, $SD = \pm 69.4 \cdot 10^2 \mu m^2$, $n = 303$), 1987 dagegen nur noch $536 \cdot 10^2 \mu m^2$ ($\bar{x}$, $SD = \pm 58.4 \cdot 10^2 \mu m^2$, $n = 577$). Damit waren die ♂♂ 1986 signifikant größer als 1987 (T-Test. $p < 0.001$). Außerdem wuchs 1986 die mittlere ♂-Größe pro Kolonie im Laufe der Saison an ($r_s = 0.461$, $n = 41$, $p < 0.001$), 1987 dagegen nahm sie ab ($r_s = -0.471$, $n = 78$, $p < 0.001$).

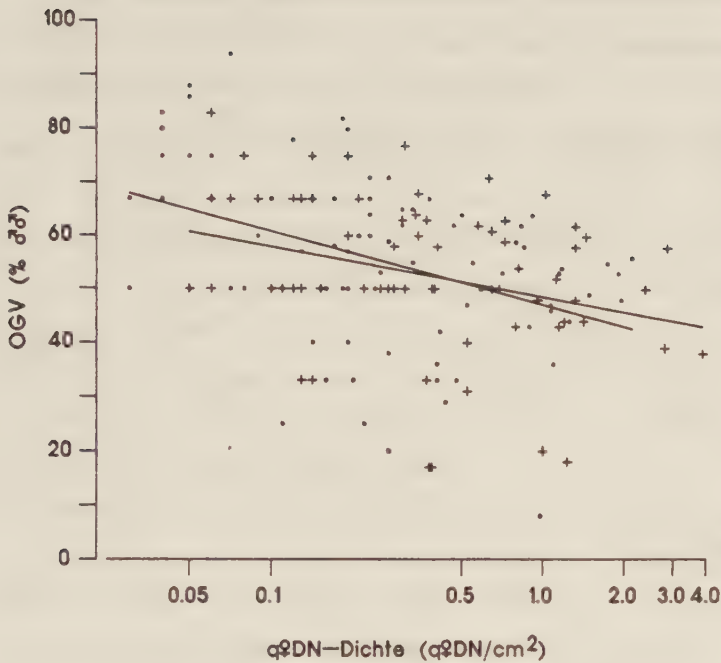


Abb. 1.7. Zusammenhang zwischen der $q♀DN$ -Dichte und dem OGV. Vor Berechnung der Regressionsgeraden wurden beide Größen transformiert (siehe S.10). Gleichungen der Regressionsgeraden:

$$+: 1986, y = 0.486 - 0.094x, n = 76, p = 0.009$$

$$.: 1987, y = 0.472 - 0.137x, n = 85, p < 0.001$$

Ein Teil der jungen, begatteten ♀♀ wandert innerhalb des ersten Tages nach der Reifehäutung aus der Kolonie ab und gründet seinerseits auf frischen Wirtspflanzen neue Kolonien (Mitchell 1970). Auf diese Weise entstehen ständig neue Kolonien, während die alten noch fortbestehen und heranwachsen. Lediglich zu Beginn der Saison, d.h. bevor mit den regelmäßigen Probenentnahmen begonnen wurde, glichen sich die Kolonien im Untersuchungsgebiet hinsichtlich der $q♀DN$ -Dichte, ♂-Dichte und OGV. Im Zeitraum der Probenentnahme war die Population bereits gut

entwickelt. Die zu einem gegebenen Zeitpunkt im Untersuchungsgebiet vorhandenen Kolonien streuten erheblich sowohl bezüglich dieser Kolonieparameter als auch bezüglich der mittleren σ -Größe pro Kolonie (Abb. 1.8.). Für ein abwanderndes σ läßt sich daher nicht voraussagen, welche Bedingungen es in einer anderen Kolonie vorfinden wird.

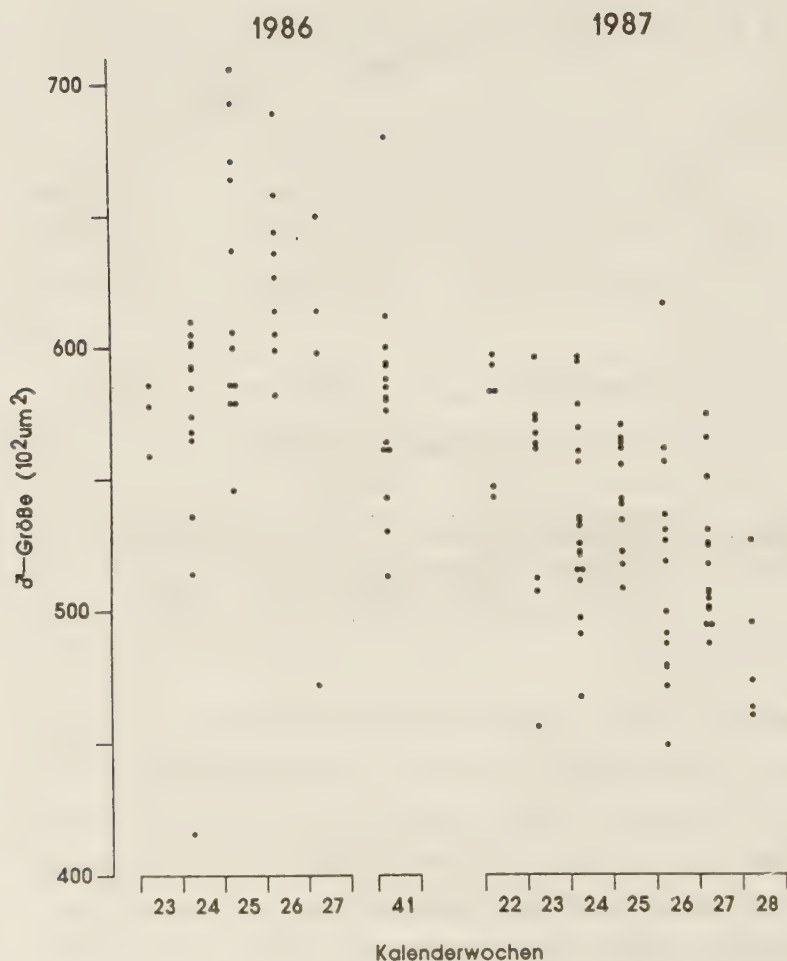


Abb. 1.8. Zeitliches Muster der mittleren σ -Größe pro Kolonie. Dargestellt ist der Median (·) der σ -Größe pro Kolonie.

Diskussion

1. Ökologie

1986 und 1987 wurde eine freilebende Spinnmilben-Population in einem Wald in Südfrenschance untersucht. Obwohl mehrere potentielle Wirtspflanzen im Untersuchungsgebiet wuchsen, kam die Gemeine Spinnmilbe fast ausschließlich auf dem wohl lehnenden Veilchen vor (siehe S. 18). Spinnmilben sind zwar nicht wirtsspezifisch, sie bevorzugen jedoch bestimmte Wirte. Die Oberflächenstruktur der Blattunterseite, die Dicke der Cuticula und die Zellinhaltsstoffe sind in diesem Zusammenhang wesentlich (Baker & Wharton 1952).

Da Spinnmilben durch Windverdriftung Strecken von 10 m und mehr überwinden können (Boyer & Campbell 1964, Margolies et al. 1985) ist anzunehmen, daß alle Wirtspflanzen in Reichweite von Kolonien liegen. Dennoch nutzte die Population in beiden Jahren der Untersuchung nur die Wirtspflanzen, die einen vergleichsweise hellen und warmen Standort (westlicher Teil des Untersuchungsgebietes) hatten und weniger kräftig im Wuchs waren. Pflanzen mit schattigem Standort (östlicher Teil des Untersuchungsgebietes) und kräftigerem Wuchs konnten dagegen nur experimentell nur kurzzeitig besiedelt werden (siehe S. 18). Die Population breitete sich daher nur in einem relativ eng begrenzten Gebiet aus.

Auch im westlichen Teil waren vor allem die Wirtspflanzen nicht befähigt, obwohl freie Pflanzen in diesem Gebiet von experimentell ausgewählten $\frac{1}{2}$ eingerummert wurden (siehe S. 18). Es ist daher anzunehmen, daß in beiden Jahren ausreichend Wirtspflanzen zur Verfügung standen. Dafür spricht auch, daß die im Freiland vorgefundenen dSH-Dichten und δ -Dichten im Mittel niedriger waren als Dichten, die von Labor-

Populationen bekannt sind (Everson & Addicott 1982). Spinnmilben - vor allem adulte ♀♀ - wandern bereits bei niedrigen Dichten aus Kolonien ab. Im Freiland können sie dies ungehindert tun. Im Labor jedoch herrscht häufig Mangel an Wirtspflanzen, auf die sie übersiedeln könnten; folglich leben sie dort zwangsweise unter vergleichsweise höheren Dichten.

In den Kolonien fanden sich während der ersten Besiedelungsphasen zahlreiche Räuber ein, die den Bestand an Subadulten dezimierten und dadurch wahrscheinlich den Zusammenbruch der Population herbeiführten (Pickett & Gilstrap 1986; Trichilo & Leigh 1986). Adulte ♂♂ und ♀♀, sowie quieszente ♀-Deutonymphen hatten keine Feinde (siehe S.20 und S.21).

Im ersten Jahr der Untersuchung war es im Vergleichszeitraum wärmer und trockener als im zweiten (siehe S.18 und Abb.1.5.). Die unterschiedlichen klimatischen Bedingungen wirkten sich in zweifacher Hinsicht aus: Zum einen entwickelte sich die Population 1986 rascher, hatte aber eine kürzere Reproduktionsperiode als 1987 (siehe S.21 und S.22). Zum anderen waren die ♂♂ 1986 im Mittel größer als 1987, wobei die mittlere ♂-Größe in den Kolonien 1986 im Laufe der Saison (Phase 1) anstieg, 1987 dagegen abnahm (siehe S.26). Zwar steigen die Fortpflanzungschancen der ♂♂ mit der Körpergröße (siehe Kapitel 2 und 3), ihre Wachstumsrate ist aber vermutlich temperaturabhängig. ♂♂ könnten daher in kälteren Jahren gezwungen sein, sich bereits bei vergleichsweise geringer Körpergröße reifezuhäuten, da sie sonst eventuell gar nicht zur Fortpflanzung kommen. Es ist daher anzunehmen, daß die Körpergröße von *Tetranychus*-♂♂ nicht heritabel ist, sondern im Wesentlichen von der Umwelt - z.B. Temperatur und/oder Diät - bestimmt wird.

2. Konkurrenzsituation

Die Konkurrenz zwischen *Tetranychus*-♂♂, deren Verhalten und letztendlich auch deren Reproduktionserfolg sollten von der Dichte quieszenter ♀-Deutonymphen und dem OGV bestimmt werden (Parker 1984). Zum einen sollte die Konkurrenzsituation in der Kolonie Einfluß auf das Verhalten der ♂♂ nehmen. Da sich anhand markierter ♂♂ zeigen ließ (Ergebnisse bisher nicht veröffentlicht), daß aus ihrer Kolonie abwandernde ♂♂ andere Kolonien im Untersuchungsgebiet erreichten, sollte folglich außerdem entscheidend sein, welche Konkurrenzsituationen in anderen, erreichbaren Kolonien herrschen.

Während der Entwicklung einer Kolonie veränderten sich q♀DN-Dichte und OGV in charakteristischer Art und Weise (siehe Abb.1.6.). Bezüglich des OGV erhielt Potter (1978) an einer Laborpopulation ähnliche Befunde. Die Dichten der quieszenten ♀-Deutonymphen und adulten ♂♂ lagen im Freiland jedoch wieder unter denen der Laborpopulation.

Die ♂♂ waren im Freiland schätzungsweise 10 bis 15 Tage lang reproduktiv; das heißt, daß jedes ♂ im Laufe seiner reproduktiven Phase eine Reihe verschiedener Konkurrenzsituationen erlebte.

Nur zu Beginn der Saison glichen sich die in einer Woche untersuchten Kolonien, sonst streuten die im Zeitraum von einer Woche im Untersuchungsgebiet vorhandenen Kolonien bezüglich der q♀DN-Dichte und des OGV erheblich (siehe S.27). Außerdem waren q♀DN-Dichte und OGV in den Kolonien über die ganze Saison hinweg sehr vielfältig kombiniert (siehe Abb.1.7.). In zwei von drei Besiedelungsphasen war das OGV in Richtung der ♂♂ verschoben (siehe S.25). Da die Probenentnahme zufällig erfolgte, müssen während der Entwicklung der Kolonien die Phasen, in denen die ♂♂ überwogen, länger gedauert haben, als die, in denen die quieszenten ♀-Deutonymphen überwogen. ♂♂ mußten daher insgesamt häufiger mit ♂-Überschuß 'rechnen', als mit einem aus-

geglichenen OGV oder einem Überschuß an quieszenten ♀-Deutonymphen. Auch bezüglich der mittleren Größe der ♂♂ streuten die Kolonien breit (siehe Abb.1.8.). Insgesamt stellte sich die Konkurrenzsituation für ♂♂ sehr variabel dar.

Da die Größe eines *Tetranychus*-♂ wichtig für seine Konkurrenzfähigkeit zu sein scheint (Potter et al. 1976a, 1976b), stellt sich die Frage, ob große ♂♂ andere Möglichkeiten haben, auf Veränderungen der Konkurrenzsituation zu reagieren als kleine. Dies wird in den folgenden Kapiteln im Detail untersucht.

Literaturverzeichnis

- BAKER, E.W. & G.W. WHARTON (1952): An introduction to Acarology. The Macmillan Company, New York
- BOLLAND, H., GUTIERREZ, J. & W. HELLE (1981): Chromosomes in spider mites (Tetranychidae:Acari). *Acarologia* 22: 271-275
- BORTZ, J. (1985): Lehrbuch der Statistik für Sozialwissenschaftler. Springer Verlag, Berlin
- BOUDREAUX, H. (1963): Biological aspects of some phytophagous mites. *Ann. Rev. Entomol.* 8: 137-154
- BOYKIN, L.S. & W.V. CAMPBELL (1984): Wind dispersal of the twospotted spider mite (Acari:Tetranychidae) in North Carolina peanut fields. *Environ. Entomol.* 13: 221 -227
- CADE, W. (1980): Alternative male reproductive behaviors. *Florida Entomologist* 63: 30-45
- CAREY, J.R. & J.M. BRADLEY (1982): Developmental rates, vital schedules, sex ratios, and life tables for *Tetranychus urticae*, *T.turkestani* and *T.pacificus* (Acarina:Tetranychidae) on cotton. *Acarologia* 23: 334-345
- CHARNOV, E.L. (1982): The theory of sex allocation. Monographs in population biology. Princeton University Press, Princeton, New Jersey
- CONE, W.W., McDONOUGH, L.M., MAITLEN, J.C. & S. BURDAJEWICZ (1971): Pheromone studies of the twospotted spider mite. 1.Evidence of a sex pheromone. *J. Econ. Entomol.* 64: 355-358
- CONE, W.W., PREDKI, S. & E.C. KLOSTERMEYER (1971): Pheromone studies of the twospotted spider mite. 2.Behavioral response of males to quiescent deutonymphs. *J. Econ. Entomol.* 64: 379-382
- CONOVER, W.J. (1980): Practical nonparametric statistics. John Wiley & Sons, New York

- DUPONT, L.M. (1979): On gene flow between *Tetranychus urticae* Koch, 1836 and *Tetranychus cinnabarinus* (Boisduval) Boudreaux, 1956 (Acari: Tetranychidae): a synonymy between the two species. Entomol. Exp. Appl. 25: 297-303
- EVERSON, P.R. & J.F. ADDICOTT (1982): Mate selection strategies by male mites in the absence of intersexual selection by females: a test of six hypotheses. Can. J. Zool. 60: 2729-2736
- FERRO, D.N. & R.B. CHAPMAN (1979): Effects of different constant humidities and temperatures on twospotted spider mite egg hatch. Entomol. Soc. Am. 8: 701-705
- GERSON, U. (1979): Silk production in *Tetranychus* (Acari:Tetranychidae). In: Recent Advances in Acarology (1). Rodriguez, J.G. (ed.), Academic Press, New York & London, pp. 177-188
- GOULD, F. (1979): Rapid host range evolution in a population of the phytophagous mite *Tetranychus urticae* Koch. Evolution 33: 791-802
- HALLIDAY, T.R. (1978): Sexual selection and mate choice. in: Behavioural Ecology. An evolutionary approach. Krebs, J.R. & N.B. Davies, (eds.), Blackwell Scientific Publishers, Oxford, pp. 180-213
- HAZAN, A., GERSON, U. & A.S. TAHORI (1975): Spider mite webbing. II. The effect of webbing on egg hatchability. Acarologia 17: 270-273
- HELLE, W. & L.P. PJINACKER (1985): Parthenogenesis, Chromosomes and Sex. In: Spider mites. Their biology, natural enemies and control (1A). Helle, W. and M.W. Sabelis (eds.), Elsevier Science Publishers, Amsterdam, pp. 129-140
- HERBERT, H.J. (1981): Biology, life tables, and innate capacity of increase of the twospotted spider mite, *Tetranychus urticae* (Acarina: Tetranychidae). Can. Entomol. 113: 371-378
- HUSSEY, N.W. & W.J. PARR (1963): Dispersal of the glasshouse red spider mite *Tetranychus urticae* Koch (Acarina:Tetranychidae). Ent. exp. appl. 6: 207-214

- KRAINACKER, D.A. & J.R. CAREY (1988): Maternal heterogeneity in primary sex-ratio of three Tetranychid mites. *Exp. Appl. Acarol.* 5: 151-162
- KRANTZ, G.W. (1978): A manual of Acarology. Oregon State University Book Stores, Corvallis
- LAING, J.E. (1969): Life history and life table of *Tetranychus urticae* Koch. *Acarologia* 11: 32-42
- MARGOLIES, D.C. & G.G. KENNEDY (1985) Movement of the twospotted spider mite, *Tetranychus urticae*, among hosts in a corn-peanut agroecosystem. *Entomol. exp. appl.* 37: 55-61
- MAYNARD SMITH, J. (1978): Optimization theory in evolution. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9: 31-56
- MCMURTHY, J.A., HUFFAKER, C. & M. VAN DE VRIE (1970): Ecology of tetranychid mites and their natural enemies: a review. *Hilgardia* 40: 331-458
- MITCHELL, R. (1970): An analysis of dispersal in mites. *Am. Nat.* 104: 425-431
- MITCHELL, R. (1972): Growth and population dynamics of a spider mite (*Tetranychus urticae* K., Acarina:Tetranychidae). *Ecology* 54: 1349-1355
- MOTHES, U. & K.A. SEITZ (1981): Fine structure and function of the pro-somal glands of the two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae* (Acari,Tetranychidae). *Cell and Tissue Research* 221: 339-349
- NICKEL, J.L. (1960): Temperature and humidity relationships of *Tetranychus desertorum* Banks with special reference to distribution. *Hilgardia* 30: 41-100
- OLIVER, J.H. (1971): Parthenogenesis in mites and ticks (Arachnida:Acari). *Am. Zool.* 11: 283-299
- OVERMEER, W.P.J. & R.A. HARRISON (1969): Notes on the control of the sex ratio in populations of the two-spotted mite, *Tetranychus urticae* Koch (Acarina:Tetranychidae). *N. Z. J. Sci.* 12: 920-928

- PARKER, G.A. (1984): Evolutionary stable strategies. In: Behavioural Ecology. An evolutionary approach. Krebs, J.R. & N.B. Davies (eds.), Blackwell Scientific Publishers, Oxford, pp. 30-89
- PICKETT, C.H. & F.E. GILSTRAP (1986): Inoculative releases of Phytoseids (Acari) for the biological control of spider mites (Acari: Tetranychidae) in corn. Environ. Entomol. 15: 790-794
- PENMAN, D.R. & W.W. CONE (1972): Behavior of male twospotted spider mites in response to quiescent female deutonymphs and to web. Ann. Entomol. Soc. Am. 65: 1289-1293
- PENMAN, D.R. & W.W. CONE (1974): Role of web, tactile stimuli, and female sex pheromone in attraction of male twospotted spider mites to quiescent female deutonymphs. Ann. Entomol. Soc. Am. 67: 179-182
- POTTER, D.L. (1978): Functional sex ratio in the carmine spider mite. Ann. Ent. Soc. Am. 71: 218-222
- POTTER, D.A., WRENSCH D.L. & D.E. JOHNSTON (1976a): Guarding, aggressive behavior, and mating success in male twospotted spider mites. Ann. Ent. Soc. Am. 69: 707-711
- POTTER, D.A., WRENSCH, D.L. & D.E. JOHNSTON (1976b): Aggression and mating success in male spider mites. Science 193: 160-161
- POTTER, D.A. & D.L. WRENSCH (1978) Interrupted matings and the effectiveness of second inseminations in the two-spotted spider mite. Ann. Ent. Soc. Am. 71: 882-885
- SABELIS, M.W. (1985): Reproductive strategies. In: Spider mites. Their Biology, natural enemies and control. Helle, W. & M.W. Sabelis (eds.), Elsevier Science Publishers, Amsterdam, pp. 265-278
- SACHS, L. (1971): Statistische Auswertungsmethoden. Springer Verlag, Berlin
- SHIH, C.T., POE, S.L. & H.L. COMROY (1976): Biology, life table and intrinsic rate of increase of *Tetranychus urticae*. Ann. Ent. Soc. Am. 64: 362-364

- SHIH, C.T. (1979): The influences of age of female *Tetranychus kanzawai* on sex ratio and life cycle of its progeny. In: Recent Advances in Acarology (1). Rodriguez, J.G. (ed.), Academic Press, New York & London, pp. 511-517
- SIEGEL, S. (1956): Nonparametric statistics for the behavioral sciences. McGraw Hill Book Co. Inc., New York
- SOKAL, R.R. & F.J. ROHLF (1981): Biometry. Freeman & Co., San Francisco
- THORNHILL, R. (1980): Competitive, charming males and choosy females: was Darwin correct? Fla. Entomol. 63: 5-30
- TRICHILO, P.J. & T.F. LEIGH (1986): Predation on spider mite eggs by the western Flower Thrips, *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae), an opportunist in a cotton agroecosystem. Environ. Entomol. 15: 821-825
- VAN ZON, A.Q., OVERMEER, W.P.J. & W. HELLE. (1964): Resistance to Tediion in haploid and diploid offspring of *Tetranychus urticae*. Entomol. Exp. Appl. 7: 270-276
- VAZ NUNES, M. & A. VEERMAN (1986): A 'dusk' oscillator affects photoperiodic induction of diapause in the spider mite, *Tetranychus urticae*. J. Insect Physiol. 32: 605-614
- YAMAMURA, N. (1987): A model of correlation between precopulatory guarding and short receptivity to copulation. J. theor. Biol. 127: 171-180
- YOUNG, S.S.L., WRENSCH, D.L. & M. KONGCHUENSIN (1986): Control of the sex ratio by female spider mites. Entomol. Exp. Appl. 40: 53-60

Kapitel 2

Die Rolle der δ -Größe im Konkurrenzkampf der $\delta\delta$

Einleitung

Per Definition sind ♂♂ das Geschlecht mit kleinen, aber vielen Gameten. ♂♂ können im Gegensatz zu ♀♀ ihren Fortpflanzungserfolg wesentlich erhöhen, wenn sie sich mit mehreren Partnern fortpflanzen. Daher ist unter ♂♂ Konkurrenz um ♀♀ zu erwarten. Wenn der Fortpflanzungserfolg eines ♂ von seiner Fähigkeit abhängt, sich in der direkten Konfrontation mit anderen ♂♂ zu behaupten, sind große ♂♂ oft im Vorteil gegenüber kleinen (Ward 1983a; Crespi 1986a, 1986b; Lawrence 1986a; Simmons 1986; Wells 1988). Es ist zu erwarten, daß sich die Größe eines ♂ relativ zu seinen Rivalen auf sein Verhalten auswirkt.

Wie im vorangegangenen Kapitel dargestellt, werden die polygynen *Tetranychus*-♂♂ im Laufe ihrer reproduktiven Phase mit einer Reihe unterschiedlicher Konkurrenzsituationen konfrontiert. Das erstkopulierende ♂ hat Vorrang bei der Befruchtung der Eier (Helle 1967; Potter & Wrensch 1978). Daher bewachen ♂♂ die subadulten ♀♀, d.h. die quieszenten ♀-Deutonymphen, vor deren Reifehäutung. Das Bewachen einer ♀-Deutonymphe erfordert, verglichen mit den anderen Aktivitäten der ♂♂, einen erheblichen zeitlichen Aufwand. *Tetranychus*-♂♂ können anhand eines Pheromons abschätzen, wie weit eine quieszente ♀-Deutonymphe noch von ihrer Reifehäutung entfernt ist (Cone 1979; Everson & Addicott 1982). Wenn ♂♂ so kurz wie möglich bewachen, sparen sie Zeit, die sie für die Suche nach neuen ♀-Deutonymphen verwenden können. Bei hoher Dichte quieszenter ♀-Deutonymphen und geringer Dichte der Rivalen sollte jedes ♂ nahezu ungehindert zwischen den ♀-Deutonymphen wählen können. Finden sich dagegen relativ viele Rivalen in der Kolonie, werden zahlreiche ♀-Deutonymphen bereits besetzt sein. Nur ♂♂, die bewachte ♀-Deutonymphen anderen ♂♂ streitig machen können,

werden auch unter diesen Bedingungen Zugang zu reifen, quieszenten ♀-Deutonymphen haben.

Schon Perkins (1897) berichtete, daß *Tetranychus*-♂♂ um ♀-Deutonymphen kämpfen. Die Untersuchungen von Potter und Mitarbeitern (1976a, 1976b) und von Potter (1981) haben ein genaueres Bild vom Kampfverhalten der ♂♂ vermittelt. Obwohl sie zeigten, daß größere ♂♂ häufiger als Sieger aus Kämpfen hervorgehen als kleinere, blieb unberücksichtigt, welchen Einfluß die Größe eines ♂ auf sein Verhalten im intrasexuellen Konkurrenzkampf nimmt, und wie sie sich letztlich auf seinen Reproduktionserfolg auswirkt.

Die folgenden Abschnitte untersuchen, wie sich die relative ♂-Größe auf Kampfaufwand, -erfolg und -risiko auswirkt. Sie stellen ferner dar, wie absolute und relative Größe eines ♂ die Dauer der Kopula, d.h. den pro ♀ erzielten Reproduktionserfolg des ♂, beeinflussen. Alternative Taktiken werden aufgezeigt.

Material und Methoden

Im Winter 1986/87 und 1987/88 wurde das Verhalten der ♂♂ im Umfeld der Präkopula in Labortests untersucht. Die Versuchstiere entstammten zum überwiegenden Teil einer Freiland-Population von *Tetranychus urticae*. Jeweils am Ende einer Saison wurden mehrere Kolonien aus dem Freiland nach Seewiesen gebracht und dort in Klimakammern unter Bedingungen gehalten, die denen im Freiland möglichst entsprachen.

1. Wirtspflanze

Bohnen (*Phaseolus vulgaris* L.) eigneten sich für die Haltung der Spinnmilben und für Versuche ganz besonders, da sie leicht herangezogen werden konnten und rascher wuchsen als Veilchen, der Wirtspflanze von *T. urticae* im Freiland. Unter einer Lichtbank (6 Tageslichtlampen) entwickelten sich die in Quarzsand getopften Keimlinge in etwa 10 Tagen bis zum Primärblatt-Stadium. In diesem Zustand wurden sie verwendet. Milben, die vom Freiland ins Labor gebracht wurden, vermehrten sich nach kurzer Gewöhnungsphase auf Bohnen ebenso wie auf Veilchen.

2. Allgemeine Versuchsbedingungen

Alle Versuche wurden unter konstanten Bedingungen (16 h hell / 8 h dunkel, $27^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ und $45\% \pm 5\%$ relative Luftfeuchte) in einer Klimakammer durchgeführt.

Als Versuchsarenen dienten ausgestanzte, kreisrunde Stückchen der Primärblätter von Bohnenpflanzen. Spinnmilben bevorzugen die stark strukturierte Unterseite von Blättern. Daher wurden die Blattstückchen

mit der Oberseite nach unten auf feuchtes Fließpapier in eine Petrischale gelegt, und die Tiere auf die dem Betrachter zugewandte Unterseite übertragen.

Am besten ließen sich die einzelnen Milben mit einer sehr feinen Präpariernadel handhaben: Wenn man eine Milbe mit etwas Gespinstseide aufnahm, blieb das Tierchen daran hängen und konnte ohne große Störung aus der Kolonie entfernt werden. Sowohl ♂♂ als auch aktive ♀-Deutonymphen verhielten sich danach völlig normal.

Bevor sie in den Versuch kamen, wurden alle ♂♂ gleich behandelt: Sie wuchsen in Kolonien ähnlicher Individuen-Dichte auf. Als aktive ♂-Deutonymphen wurden sie auf einzelne Blattstückchen separiert.

3 Tage, nachdem ein ♂ sich gehäutet hatte, kam es in den Versuch. Von seiner Reifehäutung bis zur Verwendung im Test konnte jedes ♂

4 quieszente ♀-Deutonymphen bewachen und begatten. Keines der ♂♂ hatte als adultes Tier vor dem Test Kontakt mit anderen ♂♂.

Nach jedem Test wurden von den ♂♂ Flachpräparate hergestellt (siehe Kapitel 1), um ihre Größe zu bestimmen. Die ♂♂ auf einem Blatt wurden nur dann als unterschiedlich groß angesehen, wenn ihre Körperflächen um mindestens $200 \mu\text{m}^2$ differierten; das entspricht 3.5 % bis 5 % der Körperfläche. Damit wurden Meßfehler ausreichend berücksichtigt.

3. Versuchstyp I

Mit diesen Versuchen sollte gezeigt werden, wie sich relative Größe und Verhalten eines ♂ auf seine Chancen auswirken, ein ♀ als erster zu begatten, und ferner, welches Risiko das Monopolisieren einer ♀-Deutonymphe mit sich bringt.

Auf einem Blattstückchen ($\varnothing$ 12 mm) befand sich eine quieszente ♀-Deutonymphe, die schon als aktive ♀-Deutonymphe übertragen worden war. Etwa 10 h bevor sie schlüpfte, wurden zwei ♂♂ zugesetzt. Um die

♂ über einen längeren Zeitraum besser unterscheiden zu können, wurde jeweils ein wildtyp-♂ und ein albino-♂ gegeneinander getestet. Die wildtyp-♂ entstammten der Freiland-Population, die albino-♂ einem Stamm aus dem Labor von Prof. W. Helle, Amsterdam.

Vorversuche hatten gezeigt: Beide Stämme waren sexuell kompatibel. Die ♂ des einen Stammes nahmen die ♀-Deutonymphen des anderen genauso an wie ♀-Deutonymphen des eigenen Stammes. Auch war der mittlere Fortpflanzungserfolg von wildtyp-♂ bzw. albino-♂ mit ♀♀ des anderen Stammes nicht verschieden von dem, den sie mit ♀♀ des eigenen Stammes erzielten.

4. Versuchstyp II

Diese Versuche gaben Aufschluß über den Einfluß der ♂-Größe und des OGV auf Verhalten und Fortpflanzungserfolg der ♂♂. Sie fanden ebenfalls auf runden Bohnen-Blattstückchen ($\varnothing$ 8 mm) statt. In die Versuche kamen nur wildtyp-♂.

1, 2 und 4 ♀-Deutonymphen wurden je mit 1, 2 und 4 ♂ kombiniert, was Dichten von 1.99, 3.98 und 7.96 q♀-DN/cm² bzw. ♂/cm² entspricht. Auf diese Weise ergaben sich jeweils drei Kombinationen, in denen ♀-Deutonymphen überwogen (OGV < 50 % ♂), gleichviele ♂ und ♀-Deutonymphen vorhanden waren (OGV = 50 % ♂), bzw. in denen die ♂ überwogen (OGV > 50 % ♂).

Tetranychus-♂ kämpfen um ♀-Deutonymphen in der zweiten Hälfte der Quieszenz heftiger als um weniger reife ♀-Deutonymphen (Potter 1981). Um den Einfluß der ♀-Reife auf das Kampfverhalten der ♂ möglichst auszuschließen, wurden den ♂ im Versuch nur besonders 'attraktive' ♀-Deutonymphen geboten, d.h. ihre zeitliche Entfernung von der Reifehäutung war gering verglichen mit den ♀-Deutonymphen, die im Freiland von ♂ bewacht wurden (siehe Kapitel 3). Die ♀-Deutonymphen

wurden übertragen, solange sie noch aktiv waren. Die ♂♂ wurden zugesetzt, sobald mindestens eine quieszente ♀-Deutonymphe etwa 4 h von der Reifehäutung entfernt war.

Mit Hilfe von Videoaufzeichnungen konnte das Verhalten der ♂♂ im Umfeld der Reifehäutung von ♀-Deutonymphen lückenlos dokumentiert werden. Eine Aufzeichnung begann kurz nach dem Übertragen der ♂♂ und endete 45 min nachdem das erste ♀ geschlüpft war.

Die Aufnahmevorrichtung bestand aus einer Videofarbkamera (CVC 74 SL, Saba), die über einen Adapter (Leitz) mit einem Binokular (WILD M 7) verbunden war. Zoomobjektiv und Vorsatzlinse ermöglichten eine bis zu 64-fache Vergrößerung. Beleuchtet wurde mit Kaltlicht (GKL 300, Gossen). Die Auswertung erfolgte am Farbmonitor (TM 150 PSN, JVC).

5. Formen aggressiver Interaktionen zwischen ♂♂

Aggressive Interaktionen zwischen ♂♂ treten bei *Tetranychus* in zwei Formen auf: Kampf und Kopula-Störung.

Bei den Kämpfen wurde abweichend von Potter und Mitarbeitern (1976a, 1976b) zwischen 3 Kampfstufen unterschieden:

- (1) Nur eines der ♂♂ droht, indem es das erste Beinpaar hebt. Das andere ♂ zieht sich daraufhin sofort zurück. Diese Form der Auseinandersetzung dauerte selten länger als 1 sec.
- (2) Das Drohen des einen ♂ wird vom anderen erwidert (bis 10 sec).
- (3) Beide ♂♂ drohen und stülpen zusätzlich ihr Stech- und Saugorgan, die Chela, aus. So stehen sie sich gegenüber oder bewegen sich ruckartig vor und zurück. Manchmal wird der Gegner mit Seide bespuckt und auf diese Weise immobilisiert, oder mit der Chela punktiert und ausgesaugt. Die Kampfdauer lag in den meisten Fällen zwischen 10 und 50 sec. Vereinzelt erstreckten sich die Kämpfe jedoch über mehrere Minuten.

Kopula-Störung ist der Versuch eines ♂, das kopulierende ♂ vom ♀ zu verdrängen, indem es sich zwischen beide schiebt.

6. Auswertung

Für die Auswertung wurden gängige statistische Verfahren herangezogen (Siegel 1956; Sachs 1971; Sokal & Rohlf 1981; Bortz 1985), die zum großen Teil im 'Statistical Package for the Social Sciences' (SPSS^X) zur Verfügung standen. Um festzustellen, welche der in einem H-Test verglichenen Stichproben verschieden waren, wurden 'multiple Vergleiche' durchgeführt, wie sie von Conover (1980) vorgeschlagen werden.

Die Signifikanzen der Ergebnisse sind mit zweiseitiger Irrtumswahrscheinlichkeit angegeben.

7. Bestimmung des Reproduktionserfolges eines ♂

Der Durchmesser eines reifen Spermiums ($\approx 1 \mu\text{m}$) entspricht dem des Penialkanals, d.h. des letzten Abschnittes des Ausführanges im Penis. Bei der Ejakulation werden die Spermien nacheinander abgegeben (Mothes-Wagner 1981). Folglich steigt mit der Dauer der Kopula die Anzahl der von einem ♂ befruchteten Eier (Overmeer 1972). Bei einer ungestört verlaufenden Kopula werden im Mittel 242 ± 28 Spermien übertragen (Pijnacker & Drenth-Diephuis 1973). Das entspricht etwa der doppelten bis dreifachen Menge an fertilisierten Eiern, die ein ♀ produziert und reicht aus, um den gesamten Spermienbedarf eines ♀ für seine einzige reproduktive Phase zu decken (Helle 1967). Jede ungestört vollendete Kopula schließt einen Reproduktionserfolg eines zweiten, später kopulierenden ♂ vollkommen aus (Helle 1967).

Wird die erste Kopula jedoch unterbrochen, so wächst mit abnehmender Dauer der ersten Kopula der Anteil der Eier, die von einem nachkopulierenden ♂ besamt werden (Helle 1967; Potter & Wrensch 1978). Der Reproduktionserfolg des zuerst kopulierenden ♂ kann also direkt über die Dauer der Kopula bestimmt werden. Der Reproduktionserfolg eines nachfolgend kopulierenden ♂ hängt von der Dauer der vorangegangenen Kopula(s) und - falls diese genügend kurz war(en) - davon ab, wie lange es selbst kopuliert.

Unter dem Binokular kann man deutlich erkennen, wann der Penis fest mit der Geschlechtsöffnung des ♀ verbunden ist, und wann das ♂ diesen Kontakt wieder aufgibt. In allen Versuchen wurde die Kopuladauer über die Dauer des Peniskontaktes gemessen. Dies dürfte der Methode der o.g. Autoren weitgehend entsprechen.

Die Kopuladauer ist temperaturabhängig. Daher wurden alle Versuche unter konstanten Temperaturen durchgeführt. Bei $27^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ dauerte die erste Kopula im Mittel 167.7 sec ($\bar{x}$, SD = ± 63.3 sec, n = 92).

Die Übertragung der Spermien beginnt vermutlich erst nach einer kurzen Latenz. Peniskontakte, die weniger als 5 sec dauerten, wurden deshalb nicht als Kopula gewertet.

Ergebnisse

Falls nicht anders erwähnt, beziehen sich die Ergebnisse auf Versuchstyp II.

1. Verhalten des ♂ im Umfeld der Reifehäutung des ♀

Ein ♂, das aus einer Anzuchtkolonie auf die Blattarena gesetzt wurde, begann meist unverzüglich auf dem Blatt herumzulaufen, gelegentlich unterbrochen von Freßpausen. Traf es auf eine quieszente ♀-Deutonymphe, dann betastete es sie ausführlich 10 bis 20 sec lang. Wahrscheinlich stellte es dadurch den Reifegrad der ♀-Deutonymphe fest (Cone 1979). War nur eine ♀-Deutonymphe pro Blatt vorhanden, das entspricht einer Dichte von 1.99 q♀DN/cm^2 , so traf ein suchendes ♂ durchschnittlich alle 7 min auf sie. Bei 2 bzw. 4 ♀-Deutonymphen waren die Intervalle proportional kürzer. Ein ♂ war also in der Lage, die quieszenten ♀-Deutonymphen auf dem Blatt innerhalb weniger Minuten zu finden. Beim Bewachen klammerte sich ein ♂ entweder auf dem Rücken der ♀-Deutonymphe fest und nahm für lange Zeit keine Nahrung zu sich, oder es saß dicht neben ihr, wobei es meist mit einem Tarsus Kontakt zum ♀ hielt und fraß.

Wenn die von ihm bewachte ♀-Deutonymphe kurz vor der Reifehäutung stand, wurde das ♂ unruhig und betastete sie intensiv mit dem ersten Beinpaar. Sobald die Exuvie platzte, versuchte das ♂ den hinteren Teil der Exuvie abzustreifen. War das ♀ davon befreit, schob sich das ♂ mit dem Rücken zur Ventralseite des ♀ gewandt unter das ♀, umfaßte es von unten mit den ersten beiden Beinpaaren und krümmte gleichzeitig das Opisthosoma nach oben.

Nach der ersten Kopula lief das ♂ rasch mit vielen Richtungswechseln

über das Blatt, wobei es oft auf die leere Exuvie des ♀ traf. Diese wurde ebenfalls gründlich untersucht, wahrscheinlich weil ihr noch Pheromon anhaftete. In 88.2 % der Tests mit 1 ♂ pro Blatt ($n = 17$) kehrte das ♂ nach kurzer Zeit zum ♀ zurück und kopulierte erneut! Innerhalb eines Zeitraumes von 30 min wurden bis zu 8 Folgekopulas ein und desselben ♂ mit einem ♀ gezählt.

2. Verfügbarkeit der ♀♀

Bisher liegen keine Angaben darüber vor, wie lange nach ihrer Reifehäutung *Tetranychus*-♀♀ erfolgreich begattet werden können. Die Versuche vom Typ II gaben hierüber Aufschluß:

♀♀, die vor ihrer Reifehäutung bewacht wurden, kopulierten bereits 105 sec ($\bar{x}$, 1.Quartil = 53 sec, 3.Quartil = 174 sec, $n = 45$), nachdem die Exuvie geplatzt war. Diese Zeit brauchte ein ♀, um sich, oft unterstützt vom ♂, aus der Exuvie zu befreien. Bei vorher nicht bewachten ♀♀ verstrich mehr Zeit zwischen Reifehäutung und Kopula ($\bar{x} = 541$ sec, 1.Quartil = 330 sec, 3.Quartil = 1430 sec, $n = 47$). Sie wurden später begattet als vor der Reifehäutung bewachte ♀♀ (U-Test, $p < 0.001$). Je höher das OGV war, desto rascher wurden nicht bewachte ♀♀ von ♂♂ gefunden und begattet (H-Test, $FG = 2$, $p < 0.01$; Abb.2.1.). Insgesamt betrachtet vergingen von der Reifehäutung bis zum Beginn der 1.Kopula also nur wenige Minuten. Dies zeigt, wie wichtig es für ♂♂ ist, zum Zeitpunkt der Reifehäutung eines ♀ anwesend zu sein.

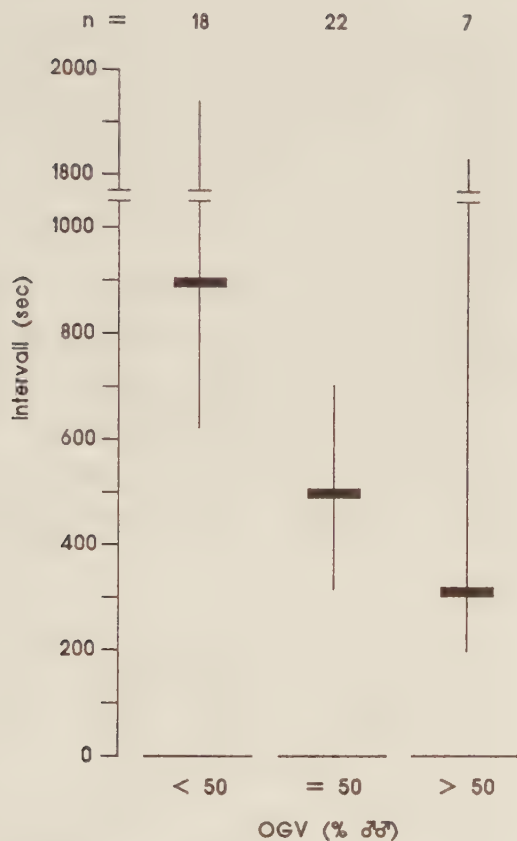


Abb. 2.1. Abhängigkeit des Intervalls zwischen Reifehäutung und Beginn der 1. Kopula vom OGV für ♀♀, die vor ihrer Reifehäutung nicht bewacht worden waren. Dargestellt sind Mediane und Quartile (+).

Mit steigendem OGV sanken die Chancen der ♂♂, ♀♀ zu finden, die sich zwar bereits gehäutet hatten, aber noch nicht begattet worden waren. Lohnte es sich für ♂♂ deshalb mit steigendem OGV immer mehr, quieszente ♀-Deutonymphen vor der Reifehäutung zu bewachen, statt nach frisch gehäuteten ♀♀ zu suchen? Tatsächlich stieg der Anteil bewachter ♀-Deutonymphen auf dem Blatt mit dem OGV (χ^2 -Test. FG = 2,

$p < 0.001$; Abb.2.2.).

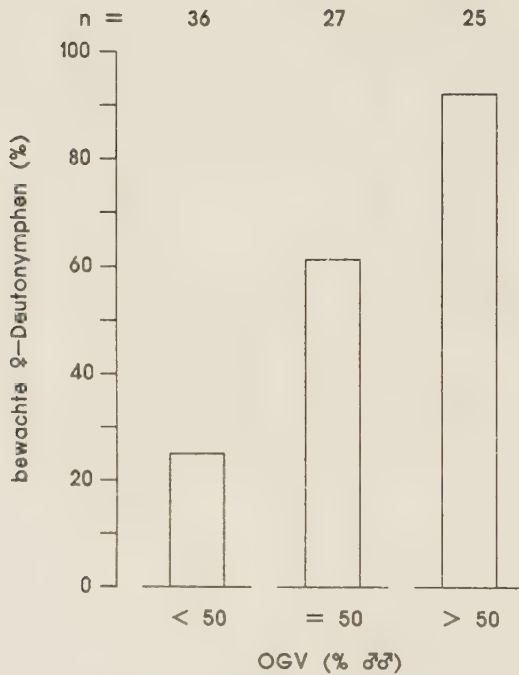


Abb. 2.2. Anteil der vor der Reifehäutung bewachten ♀-Deutonymphen in Abhängigkeit des OGV.

Kampfstarke ♂♂, die bewachte ♀-Deutonymphen von anderen ♂♂ übernehmen können, hätten auch unter hohem Konkurrenzdruck die Möglichkeit, Bewachzeit einzusparen und sie für die Suche nach weiteren ♀-Deutonymphen zu verwenden. Folglich sollte Kampf ein wesentliches Element der ♂-Konkurrenz darstellen, und sich die Kampfstärke eines ♂ auf seinen Fortpflanzungserfolg auswirken.

3. Kämpfe zwischen ♂♂

Die ♂♂ auf einem Blatt reagierten aggressiv aufeinander, auch ohne vorher eine quieszente ♀-Deutonymphe bewacht zu haben. Bei diesen Kämpfen ohne Bezug zum ♀ handelte es sich meist um kurzes einseitiges, seltener um beidseitiges Drohen oder um längeren Kampf. Die mittlere Kampfdauer betrug 1 sec ($\bar{x}$, $n = 129$, Streuung vernachlässigbar).

Weiter wurde der Einfluß der ♂-Dichte auf Kämpfe ohne Bezug zum ♀ untersucht. Da es sich vor allem um Kämpfe mit Kampfstufe 1 handelte, gingen in die Analyse nur Häufigkeiten ein. Der Erwartungswert für die Kämpfe pro Vergleichsgruppe (Tab.2.1.) wurde als Produkt der 'Summe beobachteter Kämpfe' und dem 'Anteil der Begegnungen von ♂♂ pro Vergleichsgruppe an der Summe aller Begegnungen von ♂♂' berechnet.

♂:♀	Begegnungen von ♂♂	Kämpfe	
		beobachtet	erwartet
2:1	65	11	> 9.5
2:2	38	8	> 5.6
2:4	69	18	> 10.1
4:1	374	37	< 54.6
4:2	46	2	< 6.7
4:4	209	28	< 30.5

Tab. 2.1. Häufigkeit von Kämpfen ohne Bezug zum ♀, Vergleich zweier ♂-Dichten. Gewertet wurden alle Begegnungen vom Beginn des Versuchs bis zum Schlupf des ersten ♀.

Pro ♂ wurde häufiger als erwartet gekämpft, wenn 2 ♂ auf dem Blatt waren und seltener als erwartet, wenn 4 ♂ auf dem Blatt waren (χ^2 -Test. FG = 5, $p < 0.02$; Tab.2.1.). Insgesamt waren in der Gruppe mit 2 ♂ 21.5 % ($n = 629$) der Begegnungen ohne Bezug zum ♀ aggressiver Natur, in der mit 4 ♂ waren es nur 10.7 % ($n = 172$).

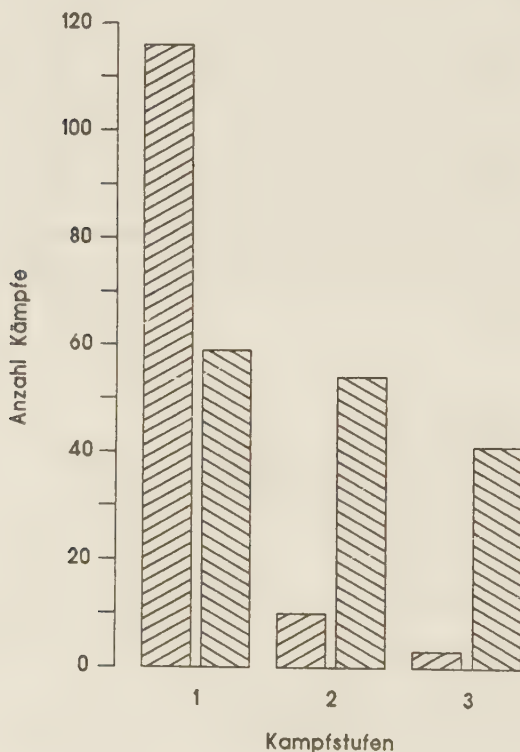


Abb. 2.3. Vergleich der Häufigkeiten der drei Kampfstufen für Kämpfe ohne und mit Bezug zum ♀. Gewertet wurden alle während des gesamten Versuchszeitraumes aufgetretenen Kämpfe. (▨: Kämpfe ohne Bezug zum ♀, ■: Kämpfe mit Bezug zum ♀)

Bei Kämpfen mit Bezug zum ♀, d.h. wenn eines der ♂♂ oder beide eine ♀-Deutonymphe vor dem Kampf bewacht hatte(n), kämpften die ♂♂ durchschnittlich 4 sec ($\bar{x}$, 1.Quartil = 1 sec, 3.Quartil = 12.3 sec, $n = 159$). Diese Kämpfe dauerten länger als Kämpfe ohne Bezug zu einem ♀ (U-Test. $p < 0.001$). Kampfstufe 1 trat vergleichsweise seltener auf, Kampfstufen 2 und 3 waren häufiger als bei Kämpfen ohne Bezug zum ♀ (Test auf Gleichverteilung. $p < 0.001$; Abb.2.3.). Um den Zusammenhang von Kämpfen mit Bezug zum ♀ und dem OGV zu bestimmen, wurden zunächst die beobachteten Häufigkeiten der drei Kampfstufen bezüglich der Anzahl möglicher ♂-Kampfpaare auf einem Blatt normiert, da in einer Vergleichsgruppe Tests mit 2 ♂♂ und 4 ♂♂ pro Blatt zusammengefaßt sind. Die Normierung ergab den Beobachtungswert pro möglicher Kampfpaarung (B). Bezogen auf eine Kampfstufe wurde der Erwartungswert (E) für die Häufigkeit der Kampfstufe pro Vergleichsgruppe als Produkt der 'Summe von B' und dem 'Anteil der Versuchszeiten für eine Vergleichsgruppe an der Summe aller Versuchszeiten' berechnet.

Wenn auf dem Blatt die ♂♂ überwogen, wurde um quieszente ♀-Deutonymphen oder frischgeschlüpfte ♀♀ häufiger als erwartet gekämpft; waren relativ mehr ♀-Deutonymphen auf dem Blatt, oder war das OGV ausgeglichen, dann kämpften die ♂♂ in der Regel seltener als erwartet (Tab.2.2.). Zwar war das Ergebnis nur für Kampfstufe 1 signifikant, der Trend wies jedoch für die zweite und dritte Kampfstufe in die gleiche Richtung.

In Kampfstufe 1 gingen überwiegend Kämpfe von 1 sec Dauer ein. Die mittlere Dauer der Kämpfe mit Kampfstufe 2 bzw. 3 war für die drei OGV-Klassen gleich (H-Test. In beiden Fällen: $FG = 2$, $p > 0.05$).

OGV (%Ø)	Kampfstufe 1		Kampfstufe 2		Kampfstufe 3	
	B	E	B	E	B	E
< 50	4.0	< 7.9	7.0	> 6.7	4.0	< 5.4
= 50	9.3	< 12.6	8.0	< 10.8	5.7	< 8.7
> 50	18.7	> 11.5	12.3	> 9.8	12.3	> 7.9
p	< 0.05		n.s.		n.s.	

Tab. 2.2. Vergleich der Häufigkeiten der Kampfstufen für drei OGV-Klassen. B: Beobachtungswert/Kampfpaar, E: Erwartungswert. Berechnung von B und E siehe Text.

4. Einfluß von Größe und Position der ØØ auf Kampfdauer, -intensität, -erfolg und -risiko

Bewachte das größere Ø, so fanden seltener als erwartet* Kämpfe der Kampfstufe 3 statt; bewachte dagegen das kleinere Ø, oder waren beide ØØ gleich groß, dann wurde häufiger als erwartet auf höchstem Kampfniveau gekämpft (χ^2 -Test. FG = 2, $p < 0.05$, Abb.2.4.). Bezüglich der Kampfstufen 1 und 2 wurde kein von der Erwartung abweichendes Ergebnis festgestellt (χ^2 -Test. In beiden Fällen: FG = 2, $p > 0.05$).

Vergleicht man, wie lange zwei Rivalen pro Stunde miteinander kämpften, so zeichnet sich ein Trend ab: Bewachte das größere Ø, dann wurde im Mittel 9.45 sec ($\bar{x}$, 1.Quartil = 0.95 sec, 3.Quartil = 4.6 sec, $n = 18$) gekämpft. Bewachte das kleinere Ø, so dauerten die Kämpfe durchschnittlich 19.8 sec ($\bar{x}$, 1.Quartil = 1.3 sec, 3.Quartil = 11 sec, $n = 17$). Waren beide ØØ gleich groß, schienen sie am längsten

um die ♀-Deutonymphe zu kämpfen (80.5 sec, $n = 3$). Aufgrund der relativ großen Streuung und der kleinen Stichprobe ließ sich dieses Ergebnis nicht absichern.

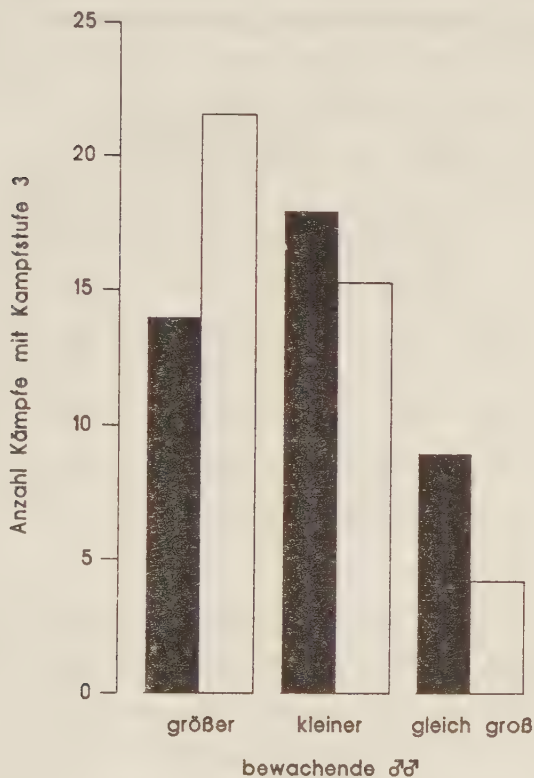


Abb. 2.4. Häufigkeiten von Kämpfen mit Kampfstufe 3 in Abhängigkeit der relativen Größe des bewachenden ♂. (■: Beobachtungswert, □: Erwartungswert)

*) Der Erwartungswert berechnet sich als Produkt der 'Summe von Kämpfen der Kampfstufe 3' und dem 'Anteil der Versuchszeiten für eine Vergleichsgruppe an der Summe aller Versuchszeiten'.

Der Erfolg eines ♂ wurde daran gemessen, wie häufig es als erstes mit dem bewachten ♀ kopulierte. Für die Analyse wurden sowohl die Ergebnisse aus den Versuchen vom Typ I (wt-al) herangezogen, als auch die vom Typ II (wt-wt).

In Vorversuchen war sichergestellt worden, daß sich die ♂♂ der beiden Stämme (wildtyp = wt, albino = al) nicht unterschieden bezüglich (1) der Häufigkeit, mit der die ♂♂ bewachten (Binomial-Test. $n_{wt} = 41$, $n_{al} = 34$, $p > 0.05$), (2) ihrer Chancen, als erster mit dem ♀ zu kopulieren (Binomial-Test. $n_{wt} = 43$, $n_{al} = 32$, $p > 0.05$) und (3) des Kampfrisikos, d.h. der Anzahl festgesponnener bzw. getöteter ♂♂ (Binomial-Test. $n_{wt} = 7$, $n_{al} = 10$, $p > 0.05$).

Größere ♂♂, die bewachten, erhielten die 1.Kopula in beiden Versuchsreihen häufiger als bewachende kleinere ♂♂ (Abb.2.5.). Für die Versuche vom Typ I war der Unterschied sicherbar (Fisher-Test. $n = 56$, $p < 0.02$); für die Versuche vom Typ II war das Ergebnis nicht signifikant, zeigte jedoch denselben Trend an (Fisher-Test. $n = 29$, $p > 0.05$).

In den Versuchen des Typs II traten ausschließlich wildtyp-♂♂ gegeneinander an. Trotz zahlreicher Kämpfe mit Kampfstufe 3 nahmen die ♂♂ nie ernsthaft Schaden. Nur zweimal wurden ♂♂ festgesponnen; beide konnten sich kurz darauf aber wieder befreien. Entsprechendes galt für albino-♂♂, deren Kampfverhalten in Vorversuchen getestet worden war: In 16 Kämpfen mit Kampfstufe 3 wurde nur 1 ♂ festgesponnen.

Anders in den Versuchen des Typs I, in denen wildtyp-♂♂ gegen albino-♂♂ konkurrierten: Keines der größeren, bewachenden ♂♂ ($n = 28$) wurde festgesponnen oder verletzt; von den kleineren, bewachenden ♂♂ ($n = 26$) wurden dagegen 2 ♂♂ festgesponnen - beide kamen bis zum Ende des Tests nicht mehr frei - und 5 ♂♂ tödlich verletzt. Das entspricht insgesamt 26.9 % zu Schaden gekommener ♂♂. Eine ♀-Deutonymph zu

bewachen und zu verteidigen, war also nur für das kleinere ♂ relativ riskant (Fisher-Test. $p < 0.008$).

In den Tests mit gleich großen ♂♂ ($n = 21$) wurden 1 ♂ festgesponnen und 4 ♂ getötet. Das entspricht insgesamt 23.8 % zu Schaden gekommener ♂♂. Es handelte sich dabei jeweils um den Angreifer.

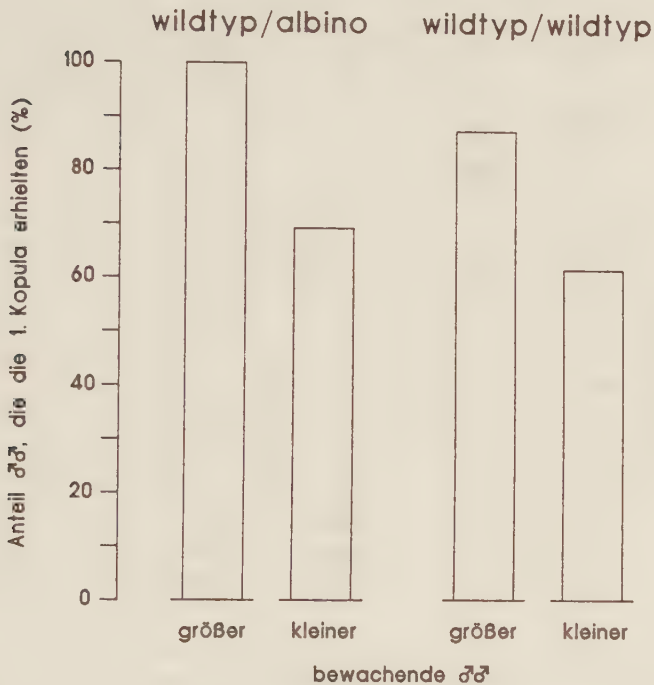


Abb. 2.5. Relative Häufigkeit, mit der größere bzw. kleinere, bewachende ♂♂ als erste mit dem von ihnen bewachten ♀ kopulierten. Es waren jeweils 2 ♂♂ auf dem Blatt.

5. Dauer der Kopula und Kopula-Störungen

♂♂ kopulierten mehrfach mit einem ♀. Sie kamen nach der 1.Kopula umso später wieder zum ♀ zurück, je länger sie beim ersten Mal kopuliert hatten (Rangkorrelation. $r_s = 0.544$, $n = 15$, $p < 0.04$).

1., 2. und 3. Kopula der ♀♀ dauerten verschieden lang (H-Test. $FG = 2$, $p < 0.001$; Abb.2.6.). Wie multiple Vergleiche (siehe S.44) von je zwei Kopula-Typen zeigten, dauerte die 1.Kopula länger als die zweite ($p < 0.001$) und die dritte ($p < 0.001$). Die 2.Kopula war nur tendenziell etwas länger als die dritte ($p > 0.05$). Alle weiteren Kopulas unterschieden sich nicht mehr von der 3.Kopula.

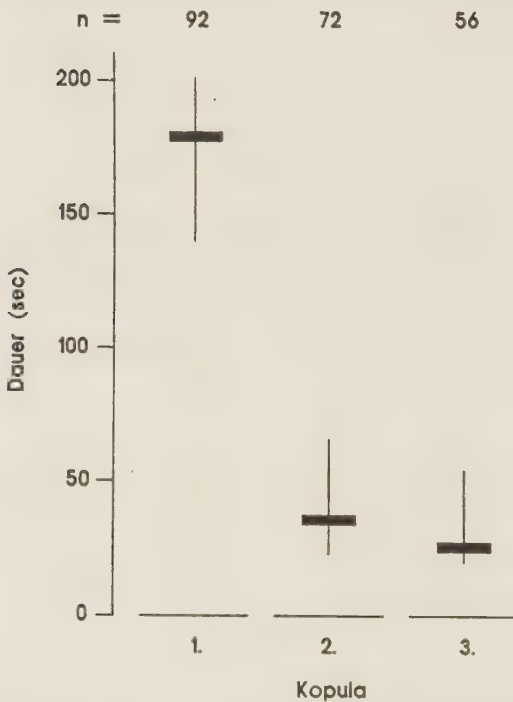


Abb. 2.6. Dauer von 1., 2. und 3.Kopula eines ♀, gemittelt über die Tests mit 1 ♂, 2 ♂♂ und 4 ♂♂. Dargestellt sind Mediane und Quartile (+).

Potter und Wrensch (1978) beobachteten *Tetranychus*-♂♂ bei dem Versuch, die Kopula anderer ♂♂ zu stören, und erwähnten, daß in ihren Labor-kolonien vermutlich 14 % aller ♀♀ erfolgreich von zwei ♂♂ begattet

wurden.

Die Konkurrenz der ♂♂ während der Kopula konnte anhand der Videoaufnahmen von mir sehr viel genauer untersucht werden.

Bezogen auf die insgesamt mit einem bestimmten Kopula-Typ (erste, zweite bzw. dritte Kopula) verbrachte Zeit wurden die 1.Kopula und die 2.Kopula häufiger als erwartet, die dritte aber seltener als erwartet gestört (χ^2 -Test. FG = 2, $p < 0.001$; Tab.2.3.). Bei der Berechnung der Erwartungswerte für die Kopula-Störungen wurde berücksichtigt, wieviel Zeit insgesamt auf einen Kopula-Typ entfiel.

Kopula	n	Σ Sekunden	Anzahl Störungen		
			beobachtet		erwartet
1.	63	3561	23	>	13.81
2.	46	2977	16	>	11.55
3.	207	7632	16	<	29.65

Tab. 2.3. Häufigkeit der Störungen von 1., 2. und 3.Kopulas.

Kopula-Störungen waren mit geringem Risiko behaftet: Von 23 Störungen einer 1.Kopula gingen 4 in Kämpfe (Kampfstufe 3) über; die je 16 Störungen einer zweiten und dritten Kopula hatten jeweils 3 mal einen Kampf der Kampfstufe 1 zur Folge.

Mit wachsendem OGV kopulierten ♂♂ beim ersten Mal immer kürzer (Ein-Weg-Varianzanalyse. $FG_1 = 2$, $FG_2 = 89$, $p < 0.02$). Die Dauer der 2.Kopula wuchs jedoch nur tendenziell mit dem OGV an (H-Test. FG = 2, $p > 0.05$; Abb.2.7.).

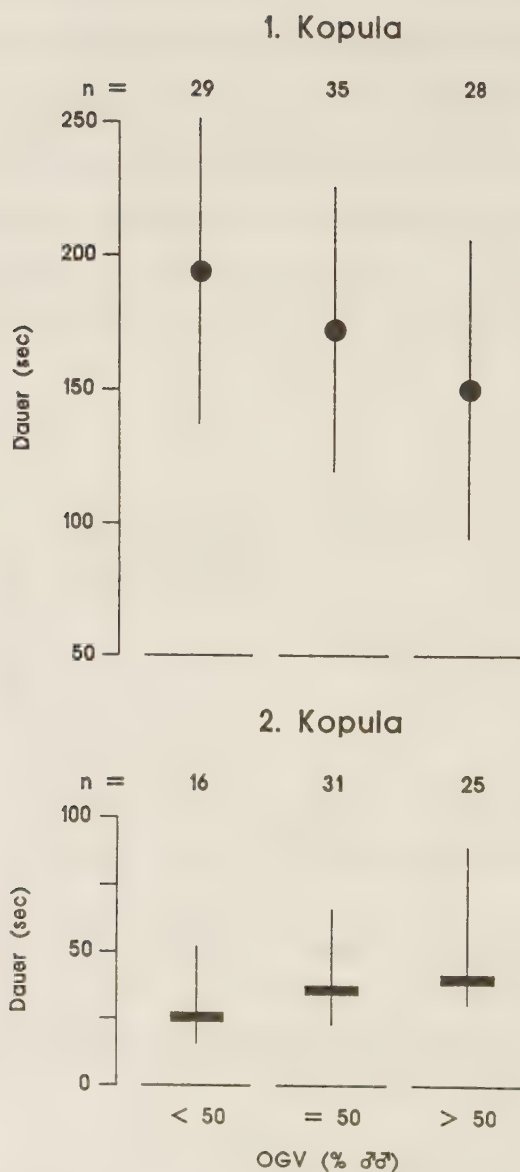


Abb. 2.7. Dauer der 1. und 2.Kopula in Abhängigkeit des OGV. Für die 1.Kopula sind Mittelwerte und Standardabweichungen (-•-) für die 2.Kopula Mediane und Quartile (+) dargestellt.

Der Grund hierfür ist wahrscheinlich in den häufigen Störungen der 2.Kopulas zu finden: Gerade ♂♂, die bei der 1.Kopula gestört worden waren, störten ihrerseits die 2.Kopula des anderen, nun kopulierenden ♂. Auf die Dauer der 3.Kopula und alle folgenden hatte das OGV keinerlei Einfluß (H-Test. FG = 2, $p > 0.05$).

Gehörten 1.Kopula und 2.Kopula ein und demselben ♂, dann kopulierte das ♂ beim zweiten Mal tendenziell umso kürzer, je länger es beim ersten Mal kopuliert hatte ($y = 72.987 - 0.183x$, $p_{\text{einseitig}} = 0.07$, $n = 33$). Gehörten 1.Kopula und 2.Kopula verschiedenen ♂♂, so war dieser Effekt nicht zu erkennen ($y = 77.453 - 0.037x$, $p > 0.05$, $n = 36$).

Die ♂-Größe spielte in zweifacher Hinsicht eine entscheidende Rolle für die Dauer der 1.Kopula: Die absolute Größe eines ♂ bestimmte, wie lange es mit einem ♀ kopulierte, wenn nicht gestört wurde. Die relative Größe eines ♂ entschied darüber, wie sehr sich Kopula-Störungen auf die Dauer der 1.Kopula auswirkten.

♂♂ kopulierten beim ersten Mal umso länger, je absolut größer sie waren (Abb.2.8.). Um Störungseffekte auszuschließen, wurden hierfür nur die Tests mit 1 ♂ pro Blatt gewertet.

In allen Tests mit 2 ♂♂ und 4 ♂♂ pro Blatt bestimmte die relative Größe eines ♂, wie effektiv seine 1.Kopula mit einem ♀ gestört werden konnte (H-Test. FG = 3, $p < 0.02$; Abb.2.9). 91.3 % der ♂♂ ($n = 23$), die eine 1.Kopula störten, erhielten die 2.Kopula.

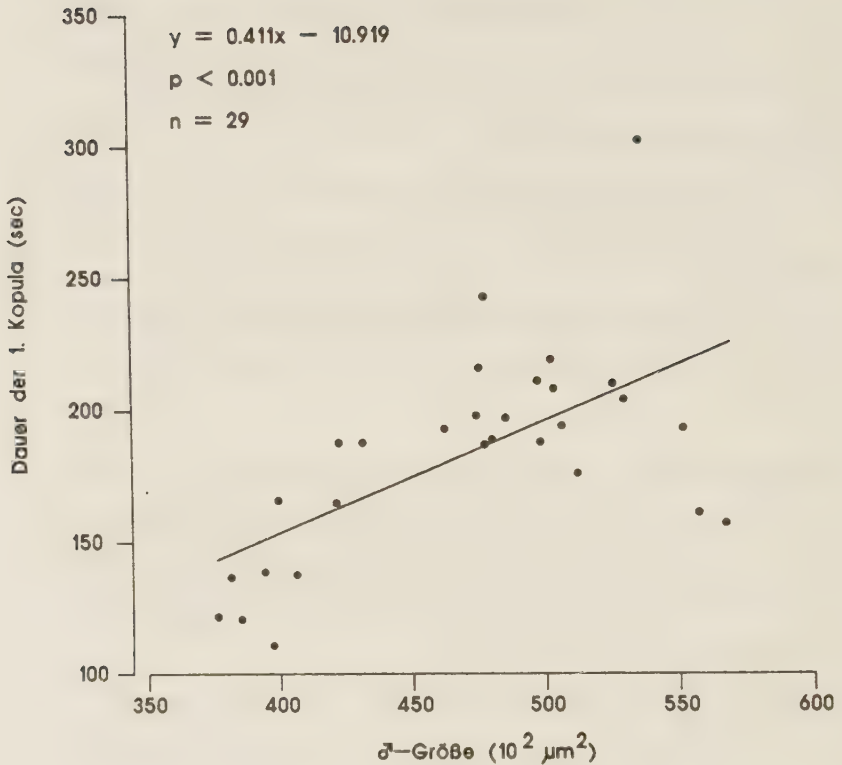


Abb. 2.8. Dauer der bezogen auf das ♀ ersten Kopula eines ♂ in Abhängigkeit der absoluten Größe des ♂.

Störungen führten insgesamt zu frühzeitiger Beendigung der 1.Kopula: Multiple Vergleiche (siehe S.44) ergaben, daß sowohl größere als auch kleinere ♂♂, die bei der 1.Kopula gestört wurden, kürzer als nicht gestörte ihrer Vergleichsgruppe kopulierten ($p < 0.01$). Größere ♂♂ wurden von Kopula-Störungen kleinerer Rivalen weniger beeinträchtigt als kleinere ♂♂ von den Störungen größerer Rivalen: Bei der Kopula gestörte, größere ♂♂ kopulierten länger als kleinere ♂♂, die gestört wurden ($p < 0.01$).

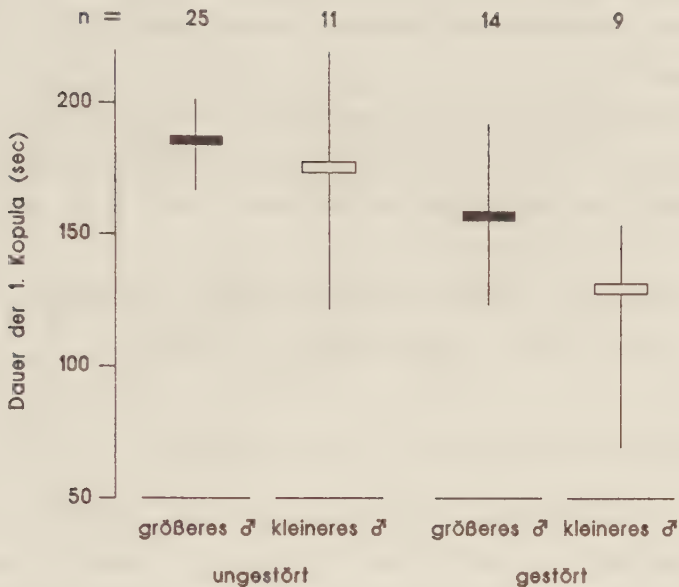


Abb. 2.9. Dauer ungestörter und gestörter 1.Kopulas eines ♂ in Abhängigkeit seiner relativen Größe. Dargestellt sind Mediane und Quartile (+).

6. Alternativen

Lauern

Ein lauerndes ♂ sitzt dicht neben einer bewachten ♀-Deutonymphe, macht aber keine Anstalten, das bewachende ♂ wegzudrängen. Sobald das ♀ schlüpft, versucht das lauernde ♂ zu kopulieren bzw. die Kopula des ersten ♂ zu unterbrechen.

In insgesamt 108 Versuchen des Typs II gab es nur 14 Fälle von Lauern. 10 mal lauerte das kleinere ♂ und 4 mal das größere ♂. Kleinere ♂♂ lauerten allerdings nur tendenziell häufiger als größere (Binomial-Test. $p > 0.05$).

Das lauernde ♂ wurde nur in 2 Fällen vertrieben. Beide Male vertrieb ein größeres, bewachendes ♂ ein kleineres, lauerndes kurz vor der Reifehäutung des ♀.

2 mal (20 %) erhielt das kleinere, lauernde ♂ die 1.Kopula. Beidemale wurde allerdings das größere, bewachende ♂ in Kämpfe mit einem dritten ♂ verwickelt, sobald das ♀ schlüpfte. Lauerte das größere ♂, so erhielt es 3 mal (75 %) 1.Kopula.

Lauernde ♂♂ hatten - unabhängig von ihrer Körpergröße - nur geringe Chancen, Zugang zu einem frischgeschlüpften ♀ zu erhalten.

Abwandern

Nicht alle ♂♂, die auf Blattstückchen übertragen wurden, blieben dort. In der Regel prüften die ♂♂ die Struktur des feuchten Fließpapiers vom Blattrand aus. Gelegentlich untersuchten sie in kurzen Exkursionen das Umfeld, kehrten jedoch zum Blatt zurück. Wenn ein ♂ allerdings bis zum Rand des Fließpapiers und weiter in das Wasser lief, konnte es nicht mehr zurückkehren. Nur solche ♂♂ wurden als Abwanderer bezeichnet.

Von 232 ♂♂ im Versuchstyp II wanderten insgesamt 10 % ab. Überwogen die ♀-Deutonymphen, oder war das OGV ausgeglichen, dann wanderten weniger ♂♂ ab als erwartet; überwogen die ♂♂, so wanderten mehr ♂♂ als erwartet von den Blattstückchen ab (χ^2 -Test. FG = 2, $p < 0.05$; Tab.2.4.). Die Erwartungswerte wurden berechnet als Produkt der 'Summe abgewanderter ♂♂' und dem 'Anteil ♂♂ pro Vergleichsgruppe an allen ♂♂ des Versuchs'.

Von 21 Abwanderern, deren relative Größe sicher bestimmt wurde, gehörten 7 zu den größeren und 14 zu den kleineren ♂♂ auf einem Blatt. Nur tendenziell wanderten kleinere ♂♂ häufiger ab als größere (Binomial-Test. $p > 0.05$).

OGV (%ØØ)	Anzahl ØØ	Anzahl abgewanderter ØØ	
		beobachtet	erwartet
< 50	51	3	< 5.06
= 50	87	4	< 8.63
> 50	94	16	> 9.32

Tab. 2.4. Anzahl abgewanderter ØØ in Abhängigkeit des OGV.

Diskussion

Die in den vorangegangenen Abschnitten dargestellten Ergebnisse wurden im Labor gewonnen. Dies hat folgende Gründe: Dauerbeobachtungen einzelner Tiere im Freiland sind durch die Kleinheit der Versuchstiere und das dichte Gespinst fast unmöglich. Außerdem sind Spinnmilben in ihrer Aktivität stark temperaturabhängig. Die Temperatur im Freiland schwankte während eines Tages um bis zu 15°C. Messungen von Verhaltensweisen, z.B. der Kopuladauer, hätten stets für die Temperatur korrigiert werden müssen, was sehr aufwendig und mit Fehlern behaftet ist. In der Klimakammer konnte das Verhalten der ♂♂ unter definierten Bedingungen untersucht werden. ♀♀DN-Dichten und OGV wurden dabei so ausgewählt, daß sie im Rahmen der im Freiland vorgefundenen Spannbreiten lagen.

Tetranychus-♂♂ haben vier Alternativen, auf Veränderungen der Konkurrenzsituation zu reagieren:

- (1) Suchen: Solange suchen, bis eine sehr reife, nicht bewachte, quieszente ♀-Deutonymphe oder ein frisch gehäutetes ♀, das noch nicht kopuliert hat, gefunden ist.
- (2) Bewachen: Eine freie, quieszente ♀-Deutonymphe bis zur Reifehäutung bewachen, auch wenn sie noch einige Zeit davon entfernt ist.
- (3) Erobern: Eine reife, quieszente ♀-Deutonymphe einem anderen ♂ streitig machen.
- (4) Lauern: Neben einer bewachten, quieszenten ♀-Deutonymphe sitzen und warten, bis sie sich häutet.

Welche der Alternativen in Frage kommt, hängt von der Konkurrenzfähigkeit eines ♂, d.h. seiner Größe, der Dichte quieszenter ♀-Deuto-

nymphen und dem OGV ab.

Saito (1987) wies in Labortests nach, daß nicht befruchtete *Tetranychus*-♀♀ auch mehrere Tage nach ihrer Reifehäutung noch erfolgreich besamt werden können. Im Hinblick auf die Konkurrenz der ♂♂ dürfte dies jedoch von untergeordneter Bedeutung sein, da von der Reifehäutung eines ♀ bis zum Beginn der Kopula meist nur wenige Minuten vergingen. Dies galt in besonderem Maße für ♀♀, die vor der Reifehäutung bewacht worden waren, aber auch für solche, die nicht bewacht worden waren (siehe S.47). Die Chancen, ein frisch gehäutetes ♀ anzutreffen, das noch nicht mit einem anderen ♂ kopuliert hatte, sanken mit dem OGV (siehe Abb.2.1.). Nach solchen ♀♀ zu suchen, lohnt sich folglich immer weniger, je mehr Rivalen relativ zu quieszenten ♀-Deutonymphen vorhanden sind; dagegen wird das Bewachen einer quieszenten ♀-Deutonymphe immer vorteilhafter werden, da ♂♂ durch Bewachen ihre Chancen erhöhen, zum Zeitpunkt der Reifehäutung einer ♀-Deutonymphe anwesend zu sein. Das Bewachen erfordert einen hohen Zeitaufwand. Wie seine Dauer von der Dichte quieszenter ♀-Deutonymphen, dem OGV und der relativen Größe des ♂ bestimmt wird (Grafen & Ridley 1983), ist in Kapitel 3 ausführlich dargestellt. Im Folgenden wird diskutiert, welchen Aufwand ♂♂ in Anhängigkeit ihrer relativen Größe sonst noch betreiben müssen, wenn sie bewachen, und wie erfolgreich sie bewachen.

1. Kämpfe ohne und mit Bezug zum ♀

Kampf ist ein wesentliches Element im Verhalten von *Tetranychus*-♂♂. ♂♂ kämpften gegeneinander, auch ohne eine ♀-Deutonymphe zu bewachen; diese Kämpfe waren sehr kurz und von geringer Intensität (siehe S.50). Kämpfe dieser Art dienen wohl vor allem dazu, andere ♂♂ aus der Kolonie zu vertreiben und damit die Konkurrenzsituation zu entschär-

fen. Ein Teil der ♂ wanderte ja tatsächlich von den Blattarenen ab (siehe S.63).

Jeder Kampf ohne Bezug zum ♀ kann eskalieren. In diesem Fall könnte der Kampfaufwand den Nutzen des Kampfes übertreffen. Je häufiger ein ♂ auf andere ♂ trifft, desto größer ist die Wahrscheinlichkeit, in einen eskalierten Kampf verwickelt zu werden. Dies mag erklären, weshalb mit steigender ♂-Dichte pro ♂ seltener ohne Bezug zum ♀ gekämpft wurde (siehe Tab.2.1.).

Tetranychus-♂ kämpfen um ♀-Deutonymphen kurz vor der Reifehäutung heftiger als um ♀-Deutonymphen, die gerade erst quieszent geworden sind (Potter 1981). Dieser Einfluß wurde in den Versuchen zu dieser Arbeit minimiert, da allein Einfluß der ♂-Größe und des OGV auf das Verhalten der ♂ untersucht werden sollten.

Kämpfe um reife, quieszente ♀-Deutonymphen oder frisch geschlüpfte ♀♀ waren im Mittel von längerer Dauer und höherer Intensität als Kämpfe ohne Bezug zum ♀ (siehe Abb.2.3.). Hierin stimmen meine Befunde mit denen von Potter (1981) überein, der zeigen konnte, daß ♂, die mit kurz vor der Reifehäutung stehenden ♀-Deutonymphen auf dem Blatt waren, heftiger kämpften, als ♂, die sich auf einem Blatt befanden, auf dem es entweder keine quieszenten ♀-Deutonymphen gab, oder nur Exuvien bzw. ♀-Deutonymphen, die eben erst in Quieszenz gegangen waren. Mit steigendem OGV wächst die Zahl der ♂, die auf der Suche nach ♀-Deutonymphen sind. Um quieszente ♀-Deutonymphen kämpften ♂ dementsprechend seltener als erwartet, wenn die ♀-Deutonymphen auf dem Blatt überwogen oder das OGV ausgeglichen war; waren dagegen mehr ♂ als ♀-Deutonymphen auf dem Blatt, dann kämpften die ♂ häufiger als erwartet (siehe Tab.2.2.). Das heißt auch, daß bewachende ♂ mit steigendem OGV die von ihnen bewachte ♀-Deutonymphe immer häufiger gegen Rivalen verteidigen mußten.

2. Auswirkungen der Kämpfe auf den Reproduktionserfolg größerer und kleinerer, bewachender ♂♂

Bewachte das größere von zwei ♂♂, dann wurde weniger als erwartet auf Kampfstufe 3 gekämpft. Bewachte aber das kleinere ♂ oder waren beide ♂♂ gleich groß, dann wurde häufiger als erwartet auf höchstem Niveau gekämpft (siehe Abb.2.4.). Dieses Ergebnis wurde durch einen Vergleich der mittleren Dauer der Kämpfe mit Kampfstufe 3 unterstützt: Bewachte das größere ♂, dann waren die Kämpfe kurz im Vergleich zu den Fällen, in denen das kleinere ♂ bewachte. In den drei Tests, in denen die kämpfenden ♂♂ gleich groß waren, dauerten die Kämpfe am längsten (siehe S.53 und S.54). Bewachende ♂♂, die größer waren als ihr Gegner, kämpften also weniger heftig und kürzer als kleinere, bewachende ♂♂. Eine ♀-Deutonymphe zu monopolisieren, war für sie daher vergleichsweise 'billiger'.

Für Dauer und Intensität der Kämpfe war entscheidend, welche Asymmetrien zwischen Rivalen bestanden. Asymmetrien können u.a. bezüglich der Information über das ♀, der Kampfstärke und der Position der ♂♂ bestehen (Maynard-Smith & Parker 1976). Wenn das Eskalieren von Kämpfen mit hohem Risiko verknüpft ist, sollte ein ♂ in der Lage sein, abzuschätzen, wie sehr es sich von seinem Gegner unterscheidet, vorausgesetzt das Abschätzen selber ist 'billig' und 'verlässlich' (Maynard-Smith 1982). Ist der Unterschied zwischen zwei Rivalen deutlich ausgeprägt, dann sollten ♂♂ nur kurz kämpfen, da sie sehr rasch Information über den Gegner gewinnen. Je geringer der Unterschied zwischen ♂♂ ist, desto länger müssen ♂♂ kämpfen, um einen bestimmten Grad an Information zu gewinnen (Parker & Rubenstein 1981).

Wenn größere ♂♂ bewachten, betrieben sie nicht nur weniger Kampfaufwand, sie konkurrierten außerdem erfolgreicher um ♀-Deutonymphen als kleinere: Größere ♂♂, die eine ♀-Deutonymphe bewacht hatten,

erhielten die 1.Kopula häufiger als kleinere (siehe Abb.2.5.). Von den ♂, die nicht bewachten, waren also nur die größeren in der Lage, eine ♀-Deutonymphe zu erobern; die kleineren ♂ hatten dagegen nahezu keine Chance!

Immobilisieren und Töten des Rivalen waren relativ häufig, wenn wildtyp- und albino-♂ gegeneinander antraten (siehe S.55 und S.56). In diesen Fällen war das Bewachen einer ♀-Deutonymphe für größere ♂ mit viel geringerem Risiko verknüpft als für die kleineren ♂. Wenn beide ♂ gleich groß waren, bestand für das bewachende ♂ kein Risiko; nur das angreifende ♂ wurde festgesponnen oder getötet. Das höhere Kampfrisiko kleinerer ♂ sollte sich auf deren Überlebenswahrscheinlichkeit auswirken: Ihre reproduktive Phase ist vermutlich kürzer als die größerer ♂.

In den Versuchen vom Typ II konkurrierten nur wildtyp-♂ gegeneinander. Trotz zahlreicher Kämpfe auf höchster Kampfstufe kam jedoch keines der ♂ ernsthaft zu Schaden (siehe S.55). Auch im Freiland wurden äußerst selten festgesponnene oder ausgesaugte ♂ in den Kolonien vorgefunden. Das Kampfrisiko von *Tetranychus*-♂ der Freiland-Population war also vergleichsweise geringer.

3. Einfluß der ♂-Größe auf die Dauer der Kopula und auf Kopula-Störungen

Die 1.Kopula eines ♀ dauerte im Mittel wesentlich länger als die zweite und alle folgenden (siehe Abb 2.6.). Sie leistete also den höchsten Beitrag zum Fortpflanzungserfolg eines ♂ (siehe S.44). Erstaunlicherweise kehrten ♂ auch dann mehrfach zum ♀ zurück, wenn sie beim ersten Mal ungestört kopulierten (siehe S.47). Außerdem kam ein ♂ umso später wieder zum ♀ zurück, je länger es kopulierte hatte (siehe S.56). Wahrscheinlich reicht der Spermiovorrat in der

Spermien-Pumpe eines ♂ nicht aus, um das Receptaculum des ♀ beim ersten Mal völlig aufzufüllen. Das Nachkopulieren würde dann den Fortpflanzungserfolg des ♂ mit diesem ♀ erhöhen. Da bei *Tetranychus*-♂♂ nicht nur der Penialkanal, sondern auch die Vas deferens einen im Vergleich zu den Spermien geringen Durchmesser haben (Mothes-Wagner 1981), mag das Wiederauffüllen der Spermien-Pumpe eine gewisse Zeit in Anspruch nehmen.

Ungestörte ♂♂ kopulierten mit einem ♀ beim ersten Mal ♂♂ umso länger, je größer sie waren (siehe Abb.2.8.). Es ist nicht anzunehmen, daß große ♂♂ ihre Spermien langsamer übertragen als kleine. Daher kann man mit einiger Sicherheit schließen, daß ein ♂ bei der 1.Kopula auch umso mehr Spermien übertrug, je größer es war. Ein direkter Zusammenhang zwischen der absoluten Größe des ♂ und der Effektivität der Kopula konnte meines Wissens bisher nur für die Schildwanze *Nezara viridula* nachgewiesen werden (McLain 1986).

Wiederholtes Kopulieren ist für ♂♂ umso wichtiger, je kleiner sie sind. Wenn auf dem Blatt die ♂♂ überwogen, fielen erste und zweite Kopula eines ♀ selten an das gleiche ♂. Unter diesen Bedingungen waren kleinere ♂♂ also benachteiligt.

Neben dem zumindest potentiell riskanten Kämpfen um ♀♀ können sich *Tetranychus*-♂♂ auch über Kopula-Störungen Zugang zu ♀ verschaffen, die 'im Besitz' eines anderen ♂ sind. Der durch Kopula-Störungen erzielte Fortpflanzungserfolg ist gering; für Kopula-Störungen muß jedoch nur ein minimaler Aufwand betrieben werden. ♂♂, die ihrerseits eine ♀-Deutonymphe bewachten, verließen diese nicht, um eine Kopula zu stören; wohl aber störten suchende und lauernde ♂♂.

Durch das Stören der 1.Kopula minderte ein ♂ nicht nur den Fortpflanzungserfolg des Rivalen, es erhöhte auch seinen eigenen, da fast alle Störenfriede ihrerseits mit dem ♀ kopulierten (siehe S.60).

Erstaunlicherweise erkannten ♂♂, wie oft ein ♀ schon kopuliert hatte: Erste und zweite Kopulas wurden häufiger, dritte dagegen seltener als zu erwarten gestört (siehe Tab.2.3.). Die Tendenz zu stören steht also in direktem Zusammenhang mit dem durch eine Kopula-Störung zu erzielenden Fortpflanzungserfolg. Fraglich ist jedoch, welcher Selektionsdruck dazu geführt hat. Vielleicht ist lohnt sich für ♂♂ jeder noch so geringe Zeitgewinn, den sie bereits wieder für die Suche nach neuen ♀-Deutonymphen verwenden können. Nur wenn Stören einer Kopula ihnen eine erfolgreiche Kopula einbringt, mag Stören sinnvoll sein. ♂♂ schienen ebenso zu erkennen, ob sie mit einem ♀ schon kopuliert hatten. Je länger ein ♂ beim ersten Mal kopuliert hatte, desto kürzer kopulierte es tendenziell beim zweiten Mal mit demselben ♀, nicht aber mit einem anderen: Dann ergab sich kein Zusammenhang zwischen der Dauer der beiden Kopulas (siehe S.60). Möglicherweise versuchen ♂♂, die die erste Kopula eines ♀ nicht bekamen, durch langes Kopulieren Spermien des erstkopulierenden ♂ zu verdrängen.

Kopula-Störungen verkürzten die 1.Kopula mit einem ♀ für alle ♂♂, am stärksten jedoch für kleinere ♂♂ (siehe Abb.2.9.). Wiederum wirkte sich also die relative Größe der ♂♂ auf ihren Fortpflanzungserfolg aus; vor allem dann, wenn die Konkurrenz unter den ♂♂ hoch war, waren kleinere ♂♂ im Nachteil.

4. Lauern und Abwandern

Kleinere ♂♂ waren im Konkurrenzkampf wesentlich benachteiligt: Sie mußten länger und heftiger kämpfen und wurden häufiger verletzt, wenn sie eine ♀-Deutonymphe bewachten und gegen Rivalen verteidigten. Sie bewachten nicht immer erfolgreich. Wenn sie kopulierten und dabei gestört wurden, brachen sie eher ab als größere ♂♂.

Diese Benachteiligung kleiner ♂♂ sollte besonders dann zum Tragen kommen, wenn auf dem Blatt die ♂♂ überwiegen, da unter diesen Bedingungen vergleichsweise häufiger um ♀-Deutonymphen gekämpft wurde bzw. die Dauer der 1. Kopula aufgrund von Störungen abnahm.

Es stellt sich daher die Frage, ob kleinere ♂♂ Alternativen zum Bewachen und Kämpfen haben, die es ihnen ermöglichen, ihren Fortpflanzungsfolg zu erhöhen. Diese Alternativen sollten wiederum vor allem dann wahrgenommen werden, wenn der Konkurrenzdruck hoch ist.

Zwei solcher Alternativen wurden gefunden: Lauern und Abwandern. Das Lauern haben schon Potter und Mitarbeiter (1976a) beschrieben und dessen nachteilige Auswirkungen auf das bewachende ♂ aufgezeigt. Lauern kam nur selten vor. Lauernde ♂♂ waren selten erfolgreich; kleinere ♂♂ schienen häufiger zu lauern als größere (siehe S.62). Da die ♂♂ während des Lauerns in der Regel fressen konnten, nur selten vertrieben wurden und nie in einen Kampf mit Verletzungsfolge verwickelt wurden, könnte Lauern eine 'billige' Alternative zum Bewachen und Verteidigen von ♀-Deutonymphen sein.

Das Abwandern wird dem Suchen zugerechnet. In den Versuchen vom Typ II wanderten einige der ♂♂ von den Blattstückchen ab, wobei der Anteil abwandernder ♂♂ mit dem GGV stieg (siehe Tab.2.4). Dieses Ergebnis deckt sich mit Befunden aus dem Freiland (siehe Kapitel 1, Abb.1.6.), die ebenfalls zeigen, daß ♂♂ vor allem dann abwanderten, wenn sich die Konkurrenz für die ♂♂ in den Kolonien zuspitzte. Im Labor wanderten kleinere ♂♂ tendenziell häufiger ab als größere (siehe S.63). Aus dem Freiland ist bekannt, daß in anderen Kolonien einwanderten. Wenn abwandernde ♂♂ mit genügend großer Wahrscheinlichkeit auf Kolonien treffen, in denen vergleichsweise günstigere Bedingungen herrschen, kann Abwandern als Alternative zum Bewachen und Verteidigen von ♀-Deutonymphen angesehen werden (Lawrence 1987b).

Abhängig von der Dichte quieszenter ♀-Deutonymphen und dem OGV sollten ♂♂ sich für eine der vier Alternativen Suchen, Bewachen, Erobern und Lauern 'entscheiden'. Während größere ♂♂ freie Wahl haben und sich immer für die Alternative entscheiden sollten, die das beste Kosten-Nutzen-Verhältnis verspricht, sind kleinere ♂♂ in ihrer Wahl eingeschränkt. Sie haben keine Chance, ♀-Deutonymphen durch Kampf zu erobern. Bewachen ist für sie vergleichsweise 'teuer'; auch bewachen sie nicht so erfolgreich wie größere ♂♂. Wohl aber erhöhen sie durch Bewachen ihre Chancen, ein ♀ erfolgreich zu begatten. Um im Rahmen ihrer Möglichkeiten ihren Gesamtproduktionserfolg zu maximieren, werden vor allem kleinere ♂♂ auf die weniger einträglichen Alternativen Lauern und Abwandern ausweichen (Borgia 1980; Dawkins 1980; Rubenstein 1980; O'Neil & Evans 1983; Lawrence 1986, 1987b; Crespi 1988).

Literaturverzeichnis

- ALEXANDER, R.D. (1961): Aggressiveness, territoriality, and sexual behavior in the field crickets (Orthoptera:Gryllidae). Behaviour 17: 130-223
- BORGIA, E. (1980): Sexual competition in *Scatophaga stercoraria*: size- and density-related changes in male ability to capture females. Behaviour 75: 185-206
- BORTZ, J. (1985): Lehrbuch der Statistik für Sozialwissenschaftler. Springer Verlag, Berlin
- CONE, W.W. (1979): Pheromones of Tetranychidae. In: Recent Advances in Acarology (1). Rodriguez, J.G. (ed.), Academic Press, New York & London, pp. 309-317
- CONOVER, W.J. (1980): Practical nonparametric statistics. John Wiley & Sons, New York
- CRESPI, B.J. (1986a): Size assessment and alternative fighting tactics in *Elaphrothrips tuberculatus* (Insecta:Thysanoptera). Anim. Behav. 34: 1324-1335
- CRESPI, B.J. (1986b): Territoriality and fighting in a colonial thrips, *Hoplothrips pedicularius*, and sexual dimorphism in Thysanoptera. Ecol. Entomol. 11: 119-130
- CRESPI, B.J. (1988): Alternative male mating tactics in a thrips - effects of sex ratio variation and body size. Am. Midl. Nat. 119: 83-92
- DAWKINS, R. (1980): Good strategy or evolutionary stable strategy? In: Sociobiology, beyond nature/nurture. G.W. Barlow & J. Silverberg (eds.), Westview Press, Boulder, Colorado, pp. 331-367
- GRAFEN, A. & M. RIDLEY (1983): A model of mate guarding. J. theor. Biol. 102: 549-567

- HAMMERSTEIN, P. (1981): The role of asymmetries in animal contests. *Anim. Behav.* 27: 193-205
- HELLE, W. (1967): Fertilization in the two-spotted spider mite (*Tetranychus urticae*: Acari). *Ent. Exp. Appl.* 10: 103-110
- LAWRENCE, W.S. (1986): Male choice and competition in *Tetraopes tetraophthalmus*: effects of local sex variation. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 18: 289-296
- LAWRENCE, W.S. (1987a): Effects of sex-ratio on milkweed beetle emigration from host plant patches. *Ecology* 68: 539-546
- LAWRENCE, W.S. (1987b): Dispersal: An alternative mating tactic conditional on sex ratio and body size. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 21: 367-373
- MAYNARD-SMITH, J. (1982): *Evolution and the theory of games*. Cambridge University Press, Cambridge
- MAYNARD-SMITH, J. & G.A. PARKER (1976): The logic of animal contests. *Anim. Behav.* 24: 159-175
- MCLAIN, D.K. (1985): Male size, sperm competition, and the intensity of sexual selection in the southern Green Stink Bug, *Nezara viridula* (Hemiptera: Pentatomidae). *Ann. Ent. Soc. Am.* 78: 86-89
- MOTHES, U. & K.A. SEITZ (1981): The transformation of male sex cells of *Tetranychus urticae* K. (Acari, Tetranychidae) during passage from the testis to the oocytes: an electron microscopic study. *Int. J. Invertebrate Reproduction* 4: 81-94
- O'NEIL, K.M. & H.E. EVANS (1983): Alternative male mating tactics in *Bembecinus quinquespinosus* (Hymenoptera: Sphecidae): correlations with size and color variation. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 14: 39-46
- OVERMEER, W.P.J. (1972): Notes on mating behaviour and sex ratio control of *Tetranychus urticae* Koch (Acarina: Tetranychidae). *Entomologische Berichten* 32: 240-244

- PARKER, G.A. (1984): Evolutionary stable strategies. In: Behavioural Ecology. An evolutionary approach. Krebs, J.R. & N.B. Davies (eds.), Blackwell Scientific Publishers, Oxford, pp. 30-89
- PARKER, G.A. & D.I. RUBENSTEIN (1981): Role assessment, reserve strategy, and aquisition of information in asymmetric animal conflicts. *Anim. Behav.* 29: 221-240
- PERKINS, C.H. (1897): The red spider. In: Report of the entomologist. 10th Ann. Rep., Vt. Agric. Exp. Sta., pp. 75-86
- PIJNACKER, L.P. & L.J. DRENTH-DIEPHUIS (1973): Cytological investigations on the male reproductive system and the sperm track in the spider mite *Tetranychus urticae* Koch (Tetranychidae, Acarina). *Netherlands J. Zool.* 23: 446-464
- POTTER, D.A. (1981): Agonistic behavior in male spider mites: factors affecting frequency and intensity of fighting. *Ann. Ent. Soc. Am.* 74: 138-143
- POTTER, D.A., WRENSCH D.L. & D.E. JOHNSTON (1976a): Guarding, aggressive behavior, and mating success in male twospotted spider mites. *Ann. Ent. Soc. Am.* 69: 707-711
- POTTER, D.A., WRENSCH, D.L. & D.E. JOHNSTON (1976b): Aggression and mating success in male spider mites. *Science* 193: 160-161
- POTTER, D.A. & D.L. WRENSCH (1978): Interrupted matings and the effectiveness of second inseminations in the two-spotted spider mite. *Ann. Ent. Soc. Am.* 71: 882-885
- RUBENSTEIN, D.L. (1980): On the evolution of alternative mating strategies. In: The allocation of individual behavior. J.E.R. Staddon (ed.), Academic Press, New York, pp. 65-100
- SACHS, L. (1971): Statistische Auswertungsmethoden. Springer Verlag, Berlin
- SAITO, Y. (1987): Extraordinary effects of fertilization status on the reproduction of an arrhenotokous and sub-social spider mite (Acari:Tetranychidae). *Res. Popul. Ecol.* 29: 57-71

- SIEGEL, S. (1956): Nonparametric statistics for the behavioral sciences. McGraw Hill Book Co. Inc., New York
- SIMMONS, L.W. (1986): Intermale competition and mating success in the field cricket, *Gryllus bimaculatus* (De Geer). Anim. Behav. 34: 567-579
- SOKAL, R.R. & F.J. ROHLF (1981): Biometry. Freeman & Co., San Francisco
- WARD, P. (1983): The effects of size on the mating behaviour of the dung fly *Sepsis cynipsea*. Behav. Ecol. Sociobiol. 13: 75-80
- WELLS, M.S. (1988): Effects of body size and resource value on fighting behaviour in a jumping spider. Anim. Behav. 36: 321-326

Kapitel 3

Optimieren der Bewachdauer

Einleitung

Häufig bewachen ♂♂ die ♀♀ vor der Kopula. Man findet dies vor allem dann, wenn ♀♀ asynchron und nur während eines kurzen Zeitraumes begattet werden können, und das erste ♂ Vorrang bei der Befruchtung der Eier hat (Ridley 1983; Yamamura 1987).

Um seinen Gesamtproduktionserfolg zu maximieren, sollte ein ♂ die Dauer des Bewachens optimieren (Parker 1978b). Die optimale Bewachdauer wird durch Faktoren wie den voraussichtlichen Reproduktionserfolg pro ♀ (Elwood et al. 1987), die Dichte begattungsbereiter ♀♀ und das OGV (Parker 1974; Emlen & Oring 1977; Parker 1978), sowie durch die Konkurrenzfähigkeit eines ♂ (Grafen & Ridley 1983) beeinflusst. Ein ♀, das mehr Eier produziert als andere in der Population, lohnt einen höheren Aufwand. Es sollte also vergleichsweise länger bewacht werden. Bei *Gammarus* nimmt mit steigender Größe die Fekundität des ♀ zu. *Gammarus*-♀♀ werden vor der Kopula umso länger bewacht, je größer sie sind (Ward 1984; Elwood et al. 1987).

Unter sonst gleichen Bedingungen sollten ♂♂ mit steigender ♀-Dichte die Bewachdauer verkürzen, da sich mit steigender ♀-Dichte die Suchzeit nach ♀♀ verringert (Parker 1974, 1978). Untersuchungen an *Scatophaga*, *Gammarus* und *Assellus* bestätigten diese Hypothese (Parker 1970a; Parker 1974; Manning 1975; Ward 1983; Dunham et al. 1986).

Je mehr ♂♂ relativ zu ♀♀ vorhanden sind, desto mehr der ♀♀ werden bereits bewacht sein, wenn ein suchendes ♂ auf sie trifft. Um diese ♀♀ muß ein ♂ kämpfen. Das heißt, daß die Dichte der ♀♀, die ein ♂ in Besitz nehmen kann, ohne vorher dafür kämpfen zu müssen, mit steigendem OGV abnimmt. Man würde daher erwarten, daß ♂♂ mit steigendem OGV länger bewachen (Parker 1978a; Grafen & Ridley 1983). Wenn größere ♂♂ leichter Zugang zu ♀♀ erhalten als kleinere, dann sind

bei gegebener ♀-Dichte für größere ♂♂ vergleichsweise mehr ♀♀ verfügbar. Größere ♂♂ sollten folglich kürzer bewachen als kleinere (Grafen & Ridley 1983). Nur für *Gammarus* wurde bisher der Einfluß der ♂-Größe auf die Bewachdauer untersucht (Ward 1984; Elwood et al. 1987). *Gammarus*-♂♂ verhalten sich jedoch entgegen den Erwartungen: Große ♂♂ bewachen länger als kleine.

Bislang gibt es meines Wissens keine Untersuchung, die neben der ♀-Dichte und dem OGV auch den Einfluß der ♀-Größe und der ♂-Größe auf die Bewachdauer von ♂♂ berücksichtigt.

In *Tetranychus*-Kolonien reifen die ♀♀ sukzessiv heran. Sie haben nur eine kurze, einmalige Fortpflanzungszeit (siehe Kapitel 1). Die ♂♂ sind während ihres gesamten ca. 10 bis 15 Tage dauernden Adultlebens fortpflanzungsfähig.

Sehr widersprüchlich erscheinen die Berichte bezüglich der Dauer der Präkopula von *Tetranychus*-♂♂. Potter (1978) berichtete, daß der Anteil bewachter quieszenter ♀-Deutonymphen mit dem OGV steigt. Dies entspräche einer Ausdehnung der Bewachdauer mit steigendem OGV. Everson und Addicott (1982) dagegen zeigten, daß die ♂♂ bei niedriger q♀DN-Dichte alle angebotenen ♀-Deutonymphen gleich wahrscheinlich bewachten, und bei hoher q♀DN-Dichte solche bevorzugten, die näher an der Reifehäutung waren. Sie schlossen daraus, daß die ♂♂ mit steigender q♀DN-Dichte kürzer bewachten. Einen Einfluß des OGV verneinten sie. Weder Potter noch Everson und Addicott zogen ♀- und ♂-Größe in Betracht.

Sofern bei *Tetranychus*-♀♀ ein positiver Zusammenhang zwischen der Körpergröße einer quieszenten ♀-Deutonymphe und dem zu erwartenden Reproduktionserfolg besteht, sollten die ♂♂ dies bei ihrer Wahl berücksichtigen und größere ♀-Deutonymphen länger bewachen. Voraussetzung dafür ist natürlich, daß ♂♂ in der Lage sind, außer der Reife

einer quieszenten ♀-Deutonymphe (Cone 1979; Everson & Addicott 1982) auch ihre Größe abzuschätzen. In Abschnitt 1 des Ergebnisteils wird der Zusammenhang zwischen der Größe quieszenter ♀-Deutonymphen und ihrem voraussichtlichen Reproduktionserfolg dargestellt und untersucht, ob die Größe quieszenter ♀-Deutonymphen die Bewachdauer der ♂♂ beeinflusst.

Man würde ferner erwarten, daß die ♂♂ mit steigender q♀DN-Dichte kürzer und mit steigendem OGV länger bewachen. Größere *Tetranychus*-♂♂ haben sehr viel bessere Chancen, Zugang zu einer ♀-Deutonymphe zu erhalten und sie erfolgreich zu bewachen als kleinere (siehe Kapitel 2). In Abschnitt 2 des Ergebnisteils wird ausführlich behandelt, ob sich q♀DN-Dichte und OGV unterschiedlich auf das Bewachen größerer und kleinerer ♂♂ auswirken.

Material und Methoden

In diesem Kapitel werden Ergebnisse aus Laborversuchen und aus der Freilanduntersuchung vorgestellt. Grundlegendes zu Material und Methoden findet sich in den vorangegangenen Kapiteln. Im Folgenden werden nur ergänzende Methoden erläutert.

1. Versuchstyp III

In der Klimakammer wurde untersucht, in welcher Weise die Größe einer quieszenten ♀-Deutonymphe die Zahl ihrer nach der Reifehäutung produzierten Töchter beeinflusste.

30 aktive ♀-Deutonymphen wurden zufällig aus den Laborkolonien entnommen und einzeln auf Bohnenblattstückchen ($\varnothing$ 20 mm) in Petrischalen übertragen. Jeweils eine halbe Stunde nach Beginn der Ruhephase wurde unter dem Binokular bei 62-facher Vergrößerung die Körpergröße der ♀-Deutonymphen bestimmt. Die Lage der Meßstrecken für Körperlänge und Körperbreite entsprach der Messung am präparierten Tier (siehe Kapitel 1). Die Körperhöhe wurde entlang der Trennfalte von Propodosoma und Metapodosoma gemessen. Als Größenkorrelat diente das Körpervolumen, das als Ellipsoid berechnet wohl die beste Näherung an die Größe quieszenter ♀-Deutonymphen darstellt.

Etwa 10 h vor der Reifehäutung wurde jeder ♀-Deutonymphe ein adultes ♂ zugesellt und 3 d dort belassen, um die Befruchtung des ♀ sicherzustellen.

Während der Dauer der Eiablage wurden die ♀♀ in Abständen von 5 d auf neue Blattstückchen umgesetzt. Von den ursprünglich 30 ♀♀ wanderten 14 vor Beendigung ihrer reproduktiven Phase vom Blattstückchen in das umgebende feuchte Medium ab und konnten daher nicht in die Auswertung

einbezogen werden. 16 ♀♀ blieben bis zum Ende ihrer reproduktiven Phase ständig auf den Blattstückchen. Das Geschlecht der Nachkommen wurde auf dem Deutonymphen-Stadium bestimmt. Durch beste Aufzuchtbedingungen konnte die Mortalität der Subadulten in diesem Versuch niedriger als 1 % gehalten werden. Die Anzahl Töchter im Deutonymphen-Stadium entsprach daher weitgehend der bei der Eiablage.

2. Versuchstyp IV

Ein in der Klimakammer durchgeführter Wahlversuch sollte zeigen, ob Spinnmilben-♂♂ neben der Reife auch die Größe quieszenter ♀-Deutonymphen berücksichtigen.

Auf 60 Bohnen-Blattstückchen ($\varnothing$ 20 mm) wurden je 2 aktive ♀-Deutonymphen und - nachdem beide ♀-Deutonymphen quieszent waren - ein ♂ übertragen. Die ♀-Deutonymphen wurden so kombiniert, daß sie sich in Bezug auf die Reife und die Körpergröße unterschieden. Sie wurden deshalb entweder als 'größer' oder 'kleiner' bzw. als 'reifer' oder 'weniger reif' bezeichnet.

Ein Versuch wurde gewertet, wenn das ♂ mit beiden ♀-Deutonymphen Kontakt gehabt hatte, bevor es eine davon dauerhaft bewachte.

Notiert wurde die Wahl des ♂, der Schlupfzeitpunkt der ♀-Deutonymphen und die Größe der frisch gehäuteten ♀♀. Letztere wurde an Flachpräparaten als Körperfläche berechnet (siehe Kapitel 1).

3. Datengewinnung im Freiland

Wie in Kapitel 1 beschrieben, wurden an drei Tagen pro Woche vormittags Kolonien zufallsgemäß aus der Population entnommen und jeweils sofort nach der Entnahme untersucht.

Das Verhalten der ♂♂ ('bewacht', 'bewacht nicht') bzw. der Status der

quieszenten ♀-Deutonymphen ('wird bewacht', 'wird nicht bewacht') wurde festgehalten und die Tiere dann aus der Kolonie entfernt. Von jedem ♂ wurde ein Flachpräparat hergestellt. Jede quieszente ♀-Deutonymphe wurde zunächst auf ein Veilchen-Blattstückchen (ø 8 mm) in einer Petrischale (ø 3 cm) übertragen. Um die Reife der quieszenten ♀-Deutonymphe zum Zeitpunkt der Probenentnahme feststellen zu können, wurden sie in einem Klimaschrank ($27 \pm 1^\circ\text{C}$) inkubiert und 10 h lang auf Schlupf kontrolliert. Von den innerhalb dieses Zeitraumes geschlüpften ♀-Deutonymphen wurden sofort nach der Reifehäutung markierte Flachpöparate hergestellt.

4. Selektivität der ♂♂

Eine quieszente ♀-Deutonymphe galt als reif, wenn sie zum Zeitpunkt der Probenentnahme ≤ 10 h von der Reifehäutung entfernt war, und als weniger reif, wenn sie > 10 h von der Reifehäutung entfernt war.

Die Selektivität S der ♂♂ wurde folgendermaßen berechnet

$$S = \frac{a^*}{a^* + b^*} - \frac{a}{a + b}$$

(1) (2)

wobei

- (1) Anteil der reifen unter den bewachten ♀-Deutonymphen
 - a* Anzahl reifer ♀-Deutonymphen, die von ♂♂ bewacht wurden
 - b* Anzahl weniger reifer ♀-Deutonymphen, die von ♂♂ bewacht wurden
- (2) Anteil reifer ♀-Deutonymphen in der Kolonie
 - a Anzahl reifer ♀-Deutonymphen in der Kolonie
 - b Anzahl weniger reifer ♀-Deutonymphen in der Kolonie

Die Selektivität S kann Werte von -1 bis 1 annehmen. Verglichen mit dem Angebot reifer ♀-Deutonymphen in der Kolonie bewachten die ♂ reife ♀-Deutonymphen bei

$-1 \leq S < 0$	seltener als angeboten,
$S = 0$	entsprechend dem Angebot,
$0 < S \leq 1$	häufiger als angeboten.

Die Selektivität S wurde für größere (Körpergröße $\geq$ dem Median in der Kolonie) und kleinere ♂ getrennt berechnet.

Beispiel:

In einer Kolonie waren 10 reife und 15 weniger reife ♀-Deutonymphen vorhanden. Große ♂ bewachten davon 7 reife und 2 weniger reife, kleine ♂ dagegen 2 reife und 6 weniger reife ♀-Deutonymphen. Für die Selektivität größerer ♂ S_g und die kleinerer ♂ S_k ergab sich

$$S_g = \frac{7}{7+2} - \frac{10}{10+15} \qquad S_k = \frac{2}{2+6} - \frac{10}{10+15}$$

$$S_g = 0.78 - 0.4 = 0.38 \qquad S_k = 0.25 - 0.4 = -0.15$$

$$S_g > S_k$$

In diesem Fall hatten die größeren ♂ relativ gesehen mehr reife ♀-Deutonymphen bewacht als im Angebot vorhanden waren. Die kleineren ♂ dagegen bewachten relativ gesehen weniger reife ♀-Deutonymphen als im Angebot vorhanden waren. Größere ♂ waren damit selektiver als kleinere.

5. Auswertung

Für die Auswertung wurden gängige statistische Verfahren herangezogen (Siegel 1956; Sachs 1971; Conover 1980; Sokal & Rohlf 1981; Bortz 1985), zum großen Teil im 'Statistical Package for the Social Sciences' (SPSS^X) enthalten.

In Abschnitt 2 mußten die Daten transformiert werden, um den Testanforderungen zu genügen: Den Selektivitätswerten wurden Rangplätze

zugewiesen, die q_{DN} -Dichte zur Basis 10 logarithmiert und das OGV einer Arcsin-Transformation ($\sin^{-1}\sqrt{OGV}$) unterzogen.

Die Signifikanzen der Ergebnisse sind mit zweiseitiger Irrtumswahrscheinlichkeit angegeben.

Ergebnisse

1. Einfluß der Größe quieszenter ♀-Deutonymphen auf die Wahl der ♂♂

Der Reproduktionserfolg, den ein ♂ pro ♀ erzielt, ist wegen der haplo-diploiden Geschlechtsbestimmung (siehe Kapitel 1) gleich der Zahl der Töchter eines ♀.

♀♀ produzierten umso mehr Töchter, je größer sie als quieszente ♀-Deutonymphen waren (Abb.3.1.). Berücksichtigen ♂♂ die Größe quieszenter ♀-Deutonymphen bei ihrer Wahl?

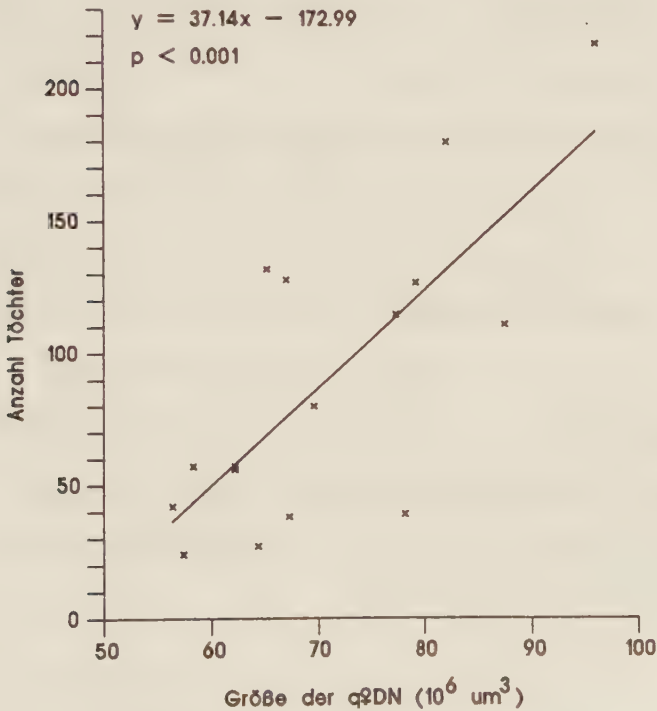


Abb. 3.1. Abhängigkeit der Anzahl Töchter eines ♀ von der Größe des ♀ vor der Reifehäutung. Die Größe wurde über das Körpervolumen der quieszenten ♀-Deutonymphe bestimmt (siehe S.82).

Zwischen der absoluten Größe und der absoluten Reife quieszenter ♀-Deutonymphen wurde kein Zusammenhang gefunden (Rangkorrelation. $r = 0.163$, $n = 88$, $p > 0.05$).

In einem Wahlversuch wurde getestet, ob die Größe und die Reife quieszenter ♀-Deutonymphen die Wahl der ♂♂ beeinflusst (Abb.3.2.).

48 ♂♂ bekamen je zwei quieszente ♀-Deutonymphen zur Wahl, die sowohl unterschiedlich groß als auch unterschiedlich weit von der Reifehäutung entfernt waren: 15 mal war eine ♀-Deutonymphe größer und reifer, die andere kleiner und weniger reif; 33 mal war eine größer, aber weniger reif, die andere kleiner, aber reifer.

Absolute Größe und absolute Reife hatten keinen Einfluß auf die Wahl der ♂♂ (Fisher-Test. $p > 0.05$, $n = 48$); entscheidend waren dagegen relative Größe und relative Reife (Fisher-Test. $p < 0.008$, $n = 48$).

Dabei wurde eine vergleichsweise geringe Größe der ♀-Deutonymphe durch entsprechende Nähe zur Reifehäutung kompensiert: Quieszente ♀-Deutonymphen, die größer und reifer waren, wurden gegenüber den kleineren, weniger reifen bevorzugt (Binomial-Test. $p < 0.02$, $n = 15$). Die ♂♂ zeigten dagegen keine Bevorzugung, wenn größere, weniger reife und kleinere, reifere ♀-Deutonymphen miteinander kombiniert waren (Binomial-Test. $p > 0.05$, $n = 33$). Die ♂♂ trafen ihre Wahl folglich aufgrund eines Abgleichs zwischen relativer Größe und relativer Reife. Dies läßt sich an dem Reifeunterschied größerer und kleinerer bewachter ♀-Deutonymphen zur jeweils nicht bewachten ♀-Deutonymphe anschaulich darstellen (Abb.3.3.).

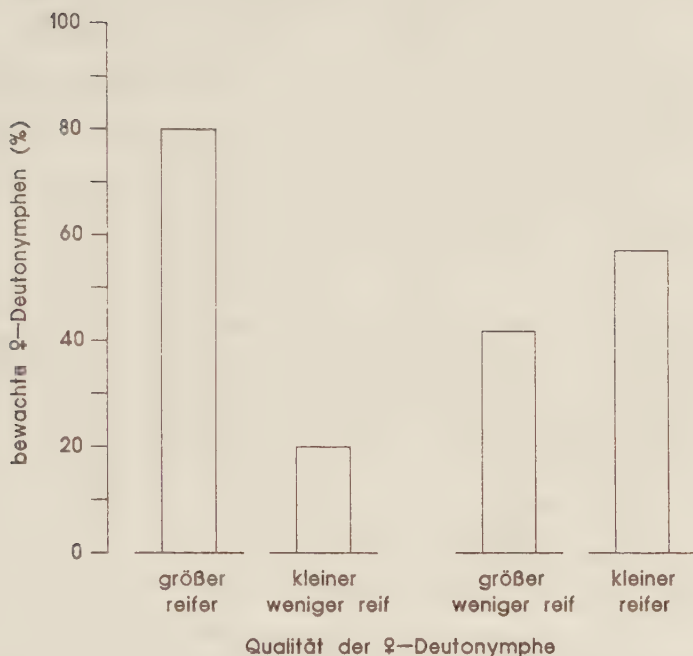


Abb. 3.2. Anteil, zu dem ♀-Deutonymphen in Abhängigkeit ihrer relativen Größe und relativen Reife bewacht wurden.

Wurden die kleineren ♀-Deutonymphen bewacht, dann waren sie im Mittel 8.0 h (SD = ± 6.86 h, n = 19) reifer als die zur Wahl stehenden größeren ♀-Deutonymphen. Wurden die größeren ♀-Deutonymphen bewacht, waren sie durchschnittlich 7.9 h (SD = ± 6.45 h, n = 14) weniger reif als die zur Wahl stehenden kleineren. Die größeren ♀-Deutonymphen wurden schon bewacht, wenn sie im Mittel noch weniger reif waren als die kleineren (T-Test. $p < 0.01$).

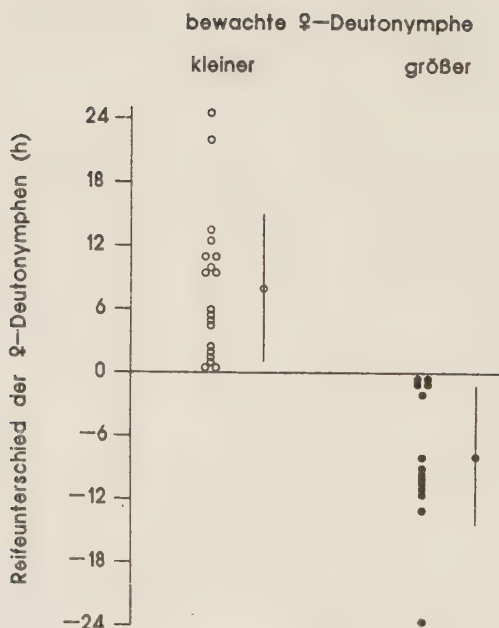


Abb. 3.3. Reifeunterschied der bewachten ♀-Deutonymphe zur nicht bewachten. Vergleich größerer und kleinerer bewachter ♀-Deutonymphen. Gewertet wurde der Test, in dem die q♀DN-Qualitäten gegenläufig kombiniert waren. Angegeben wurden sowohl die Originaldaten (o, ●) als auch Mittelwert und Standardabweichung (-o-, -●-).

2. Einfluß der Dichte quieszenter ♀-Deutonymphen und des Operationalen Geschlechterverhältnisses auf die Selektivität der ♂♂

Die Freilanddaten wurden daraufhin untersucht, wie q♀DN-Dichte und OGV das selektive Bewachen größerer und kleinerer ♂♂ beeinflussten.

Berücksichtigt sind nur solche Kolonien, in denen mindestens 2 ♂♂ und 1 quieszente ♀-Deutonymphe zu finden, und von allen ♂♂ die Größe, sowie von allen quieszenten ♀-Deutonymphen die Reife bekannt waren. Da sich bezüglich der Einflußfaktoren keine Unterschiede zwischen den Datensätzen von 1986 ($n = 57$) und 1987 ($n = 48$) feststellen ließen,

wurden beide Jahre zusammengefaßt. In den hier verwendeten Kolonien bedingten sich q♀DN-Dichte und OGV (Korrelation. $r = -0.522$, $n = 105$, $p < 0.001$) stärker, als es bei Einbeziehung aller Kolonien der Fall gewesen war (siehe Kapitel 1, Abb.1.7.). Deshalb wurde in einer multiplen Regression getestet, welchen eigenständigen Einfluß jeder der beiden Faktoren auf die Selektivität der ♂♂ hat, und wie gut beide Faktoren zusammen die Veränderung der Selektivität erklären (Abb.3.4. und Abb.3.5.).

Größere ♂♂ bewachten mit steigender q♀DN-Dichte immer selektiver. Das OGV hatte dagegen keinen Einfluß. Wie an den standardisierten, partiellen Regressionskoeffizienten (β) zu erkennen ist, wirkte die q♀DN-Dichte auf kleinere ♂♂ nur etwa halb so stark wie auf größere; aber auch kleinere ♂♂ bewachten mit steigender q♀DN-Dichte selektiver. Das OGV jedoch hatte auf sie deutlich mehr Einfluß als die q♀DN-Dichte: Mit steigendem OGV bewachten sie immer weniger selektiv. q♀DN-Dichte und OGV beeinflussten die Selektivität größerer und kleinerer ♂♂ unterschiedlich (Kovarianz-Analyse. $n = 105$, $p < 0.01$).

q♀DN-Dichte und OGV erklärten nur 32.2 % ($p < 0.001$) der Varianz bei größeren ♂♂ und 38.0 % ($p < 0.001$) der Varianz bei kleineren ♂♂. Dies mag u.a. folgende Gründe haben: (1) Die Reife quieszenter ♀-Deutonymphen und die ♂-Größe gingen kategorisiert in die Analyse ein. (2) Die ♀-Größe blieb im Freiland unberücksichtigt. (3) Möglicherweise gibt es noch andere, bislang nicht entdeckte Einflußfaktoren auf die Selektivität der ♂♂.

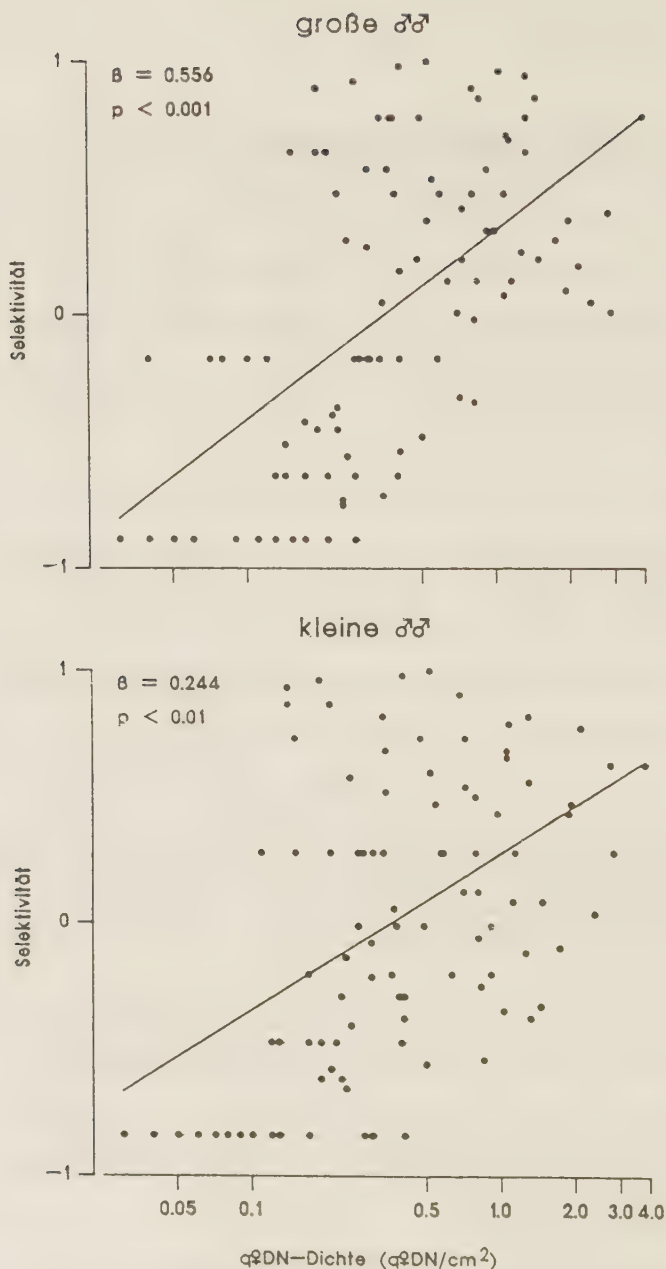


Abb. 3.4. Einfluß der q&D;N-Dichte auf die Selektivität größerer und kleinerer ♂. Dargestellt sind die Originaldaten. Die Lage der Regressionsgeraden ergibt sich, wenn der Einfluß der q&D;N-Dichte nicht um den Einfluß des OGV bereinigt wird. Angegeben sind jedoch die partiellen Regressionskoeffizienten zusammen mit der Irrtumswahrscheinlichkeit für den bereinigten Einfluß der q&D;N-Dichte.

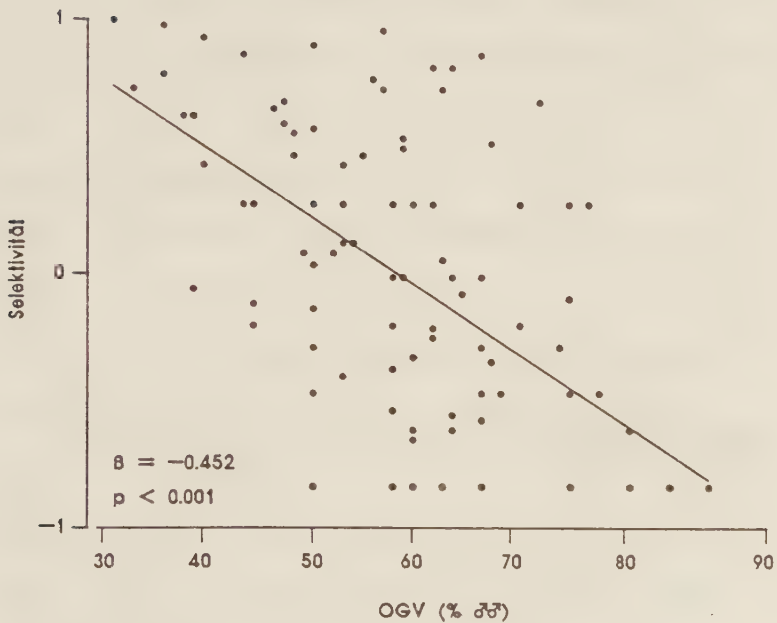
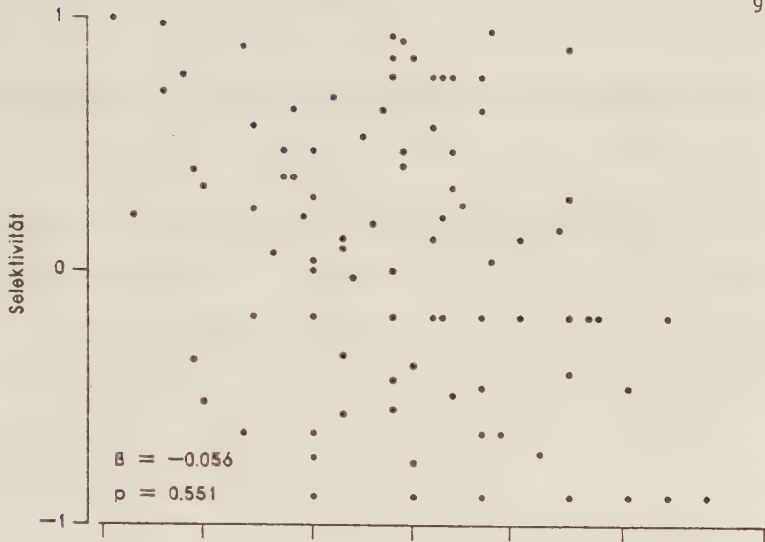


Abb. 3.5. Einfluß des OGV auf die Selektivität größerer und kleinerer ♂♂. Wie in Abb.3.4. sind auch hier wieder die Originaldaten dargestellt. Die Lage der Regressionsgerade ergibt sich, wenn der Einfluß des OGV nicht um den Einfluß der q̄DN-Dichte bereinigt wird. Angegeben sind die partiellen Regressionskoeffizienten zusammen mit der Irrtumswahrscheinlichkeit für den bereinigten Einfluß des OGV.

Durch eine Auftrennung der Daten anhand des OGV soll noch einmal verdeutlicht werden, wie sich kleinere ♂♂ in ihrer Selektivität von größeren unterscheiden (Tab.3.1.): War das OGV in Richtung der quieszenten ♀-Deutonymphen verschoben oder ausgeglichen, dann bewachten kleinere ♂♂ genauso selektiv wie größere (Vorzeichen-Rang-Test. $n = 34$, $p > 0.05$); kleinere ♂♂ bewachten dagegen weniger selektiv als größere, wenn das OGV in Richtung der ♂♂ verschoben war (Vorzeichen-Rang-Test. $n = 71$, $p < 0.001$).

Selektivität große ♂♂ vs. kleine ♂♂	OGV	
	≤ 0.5	> 0.5
$S_g > S_k$	14	39
$S_g = S_k$	10	24
$S_g < S_k$	10	8
n	34	71
p	n.s.	< 0.001

Tab. 3.1. Vergleich der Selektivität größerer und kleinerer ♂♂ in Abhängigkeit des OGV.

Diskussion

1. Einfluß der Größe quieszenter ♀-Deutonymphen auf die Bewachdauer der ♂♂

Der Gesamtreproduktionserfolg eines ♂ ergibt sich aus der Anzahl begatteter ♀♀ und dem pro ♀ erzielten Reproduktionserfolg. Um seinen Gesamtreproduktionserfolg zu maximieren, sollte ein ♂ die Dauer des Bewachens optimieren (Maynard-Smith 1978; Parker 1984). Die Zahl der von einem ♂ insgesamt begatteten ♀♀ steigt mit abnehmender Bewachdauer pro quieszenter ♀-Deutonymphe. Da der pro ♀ erzielte Reproduktionserfolg mit der Größe der quieszenten ♀-Deutonymphe wächst (siehe Abb.3.1.), sollte die Bereitschaft eines ♂ zu bewachen in Abhängigkeit der Größe und der Reife quieszenter ♀-Deutonymphen modifiziert werden. Anders als bei *Assellus*-♀♀, die um so rascher zur Eiablage kommen, je größer sie sind (Manning 1975), ließ sich bei *Tetranychus*-♀♀ diesbezüglich kein Zusammenhang finden (siehe S.88). Reife und Größe quieszenter ♀-Deutonymphen sind also voneinander unabhängig.

Tetranychus-♂♂ bevorzugten größere, reifere ♀-Deutonymphen eindeutig vor kleineren, weniger reifen (siehe Abb.3.2.). Kleinere ♀-Deutonymphen mußten reifer sein, um bewacht zu werden; für größere 'entschied' sich das ♂ auch dann noch, wenn sie weniger reif waren (siehe Abb.3.3.). Die ♂♂ trafen ihre Wahl folglich aufgrund eines Abgleichs zwischen relativer Größe und relativer Reife der ♀-Deutonymphen. Vergleichbar reagieren *Gammarus*-♂♂, die große ♀♀ länger bewachen als kleine (Ward 1984; Elwood et al. 1987).

Tetranychus-♂♂ erkennen anhand eines Pheromons, wie weit eine quieszente ♀-Deutonymphe von der Reifehäutung entfernt ist (Penman & Cone 1972; Cone 1979). Möglicherweise wird die Größe über denselben

Mechanismus erfaßt. Denkbar wäre, daß die abgegebene Pheromonmenge nicht nur mit der Reife (Cone 1979), sondern auch mit der Größe der quieszenten ♀-Deutonymphen zunimmt. Zwischen beiden könnte ein ♂ dann nicht mehr unterscheiden.

Bei zahlreichen Arten wächst die Fekundität der ♀♀ mit ihrer Größe, und verschaffen sich große ♂♂ leichter Zugang zu ♀♀ als kleine. In diesen Fällen findet man häufig größenabhängige Partnerwahl (Davies & Halliday 1977; Ridley 1983; Ward 1983; Elwood et al. 1987). Da *Tetranychus*-♂♂ ♀-Deutonymphen aufgrund ihrer relativen Größe und Reife wählen, wird verständlich, weshalb im Freiland keine Anhaltspunkte für ein größenabhängiges Paarungsmuster gefunden wurden. Dort sollten große ♂♂ bei solchen ♀-Deutonymphen zu finden sein, die aufgrund beider Faktoren eine vorteilhafte Wahl darstellen. Kleine ♂♂ dagegen sollten auf weniger 'gute' ♀-Deutonymphen abgedrängt werden.

2. Beeinflussung der Selektivität größerer und kleinerer ♂♂ durch die Dichte quieszenter ♀-Deutonymphen und das Operationale Geschlechterverhältnis

Tetranychus-♂♂ wachsen nach der Reifehäutung nicht mehr (Mitchell 1972). Folglich bestimmt die Größe eines ♂ zum Zeitpunkt der Reifehäutung, wie leicht ein ♂ Zugang zu ♀ erhält.

Um den Einfluß von q♀DN-Dichte und OGV auf die Selektivität größerer und kleinerer *Tetranychus*-♂♂ zu verstehen, wird das von Grafen und Ridley (1983) entwickelte Modell zur optimalen Dauer der Präkopula herangezogen. Es macht folgende Voraussagen: (1) Alle ♂♂ sollten mit steigender Dichte begattungsbereiter ♀♀ kürzer bewachen und (2) mit steigendem OGV länger bewachen. (3) Größere ♂♂ sollten jeweils kürzer bewachen als kleinere ♂♂. Grafen und Ridley nahmen vereinfachend an, daß größere ♂♂ bereits besetzte ♀♀ kostenlos übernahmen, daß jeder

Versuch einer Übernahme auch erfolgreich sei, und daß nie zwei gleich große ♂ aufeinander treffen würden.

♀♀DN-Dichte und OGV zusammen wirkten unterschiedlich auf größere und kleinere ♂ ein (siehe S.91). Größere ♂ bewachten mit steigender ♀♀DN-Dichte selektiver (siehe Abb.3.4.). Je mehr quieszente ♀-Deutonymphen in der Kolonie vorhanden waren, je weniger Zeit ♂ folglich für die Suche nach ♀-Deutonymphen aufbringen mußten, desto häufiger bewachten größere ♂ nur die quieszenten ♀-Deutonymphen, die weniger als 10 h von der Reifehäutung entfernt waren. Dies entspricht im Prinzip der von Grafen und Ridley mit steigender ♀-Dichte geforderten Verkürzung der Bewachdauer.

Größere ♂ bewachten jedoch völlig unbeeinflusst vom OGV, als hätte es keine anderen ♂ in der Kolonie gegeben (siehe Abb.3.5.). In Anlehnung an das Modell hätte man dies nur für das größte ♂ einer Kolonie erwartet, nicht aber für alle ♂ über der mittleren ♂-Größe in der Kolonie. Das Ergebnis ist verständlich, weil größere ♂ gute Chancen hatten, bewachte ♀-Deutonymphen von kleineren ♂ zu erobern und in den Kämpfen nahezu kein Risiko eingingen (siehe Kapitel 2).

Kleinere ♂ bewachten mit steigender ♀♀DN-Dichte selektiver (siehe Abb.3.4.) und mit steigendem OGV immer weniger selektiv (siehe Abb.3.5.); der Einfluß des OGV war stärker als der der ♀♀DN-Dichte. Wie kleinere ♂ bewachten, steht ebenfalls im Einklang mit den Laborbefunden über ihre Konkurrenzfähigkeit (siehe Kapitel 2): Sie hatten keine Chance, eine bereits bewachte ♀-Deutonymphe zu erobern. Bewachen verbesserte ihre Chance, Zugang zu ♀♀ zu erhalten. Sie mußten länger als größere um von ihnen bewachte ♀-Deutonymphen kämpfen, wobei mit steigendem OGV immer häufiger um ♀-Deutonymphen gekämpft wurde. Es ist daher anzunehmen, daß für kleinere ♂ vor allem entscheidend ist, wieviele ♂ es relativ zu den quieszenten ♀-Deutonymphen in der Kolonie

gibt.

3. Überlegungen zum Gesamtproduktionserfolg der ♂♂

Das Bewachen quieszenter ♀-Deutonymphen vor der Reifehäutung kostet erheblich Zeit, die ♂♂ sonst für die Suche nach neuen ♀-Deutonymphen verwenden können. Wie die vorliegende Untersuchung zeigt, hängt der Aufwand, den ein bewachendes ♂ leisten muß, wesentlich von seiner relativen Größe ab: Größere ♂♂ bewachten erfolgreicher. Wenn sie bewachten, kämpften sie seltener auf höchster Kampfstufe, und sie kämpften kürzer. Bewachen war für sie mit weniger Risiko verknüpft. Kopula-Störungen beeinflussten sie weniger als kleinere ♂♂ (siehe Kapitel 2). Außerdem bewachten größere ♂♂ insgesamt kürzer als kleinere (siehe Abb.3.4. und Abb.3.5.).

Kleinere ♂♂ bewachten mit steigendem OGV immer länger (siehe Abb.3.5.). Die Häufigkeit von Kämpfen um quieszente ♀-Deutonymphen oder frisch geschlüpfte ♀♀ und Kopula-Störungen nahmen mit dem OGV zu (siehe Kapitel 2). Im Laufe der Entwicklung einer Kolonie schwankte das OGV erheblich, so daß sich Phasen, in denen die quieszenten ♀-Deutonymphen überwogen oder das OGV ausgeglichen war, mit solchen abwechselten, in denen die ♂♂ überwogen (siehe Kapitel 1). Während günstiger Phasen ($OGV \leq 0.5$) sollten die Fortpflanzungschancen größerer und kleinerer ♂♂ gleich sein; in allen anderen ($OGV > 0.5$) sollten jedoch große ♂♂ im Vorteil sein.

Die in einem gegebenen Zeitraum im Untersuchungsgebiet vorhandenen Kolonien streuten breit in Bezug auf q♀DN-Dichte, OGV und mittlere Größe der ♂ pro Kolonie (siehe Kapitel 1). Im Freiland konnte gezeigt werden, daß ♂♂ aus Kolonien mit ungünstigen Bedingungen abwanderten (siehe Kapitel 1, Abb.1.6.). In den Laborversuchen wanderten meist die kleineren ♂♂ ab, wenn ♂♂ überwogen (siehe Kapitel 2). Dies legt den

Schluß nahe, daß auch im Freiland vor allem relativ kleine ♂ abwandern und so ihre Fortpflanzungschancen zu verbessern suchen.

Vermutlich haben größere ♂ darüberhinaus eine längere reproduktive Phase zu erwarten, da sie Hungerperioden während des Bewachens besser verkraften könnten (Brodie 1975; Downhower 1976; Searcy 1980) und außerdem ein geringeres Kampfrisiko tragen (siehe Kapitel 2).

Obwohl der Gesamtproduktionserfolg eines ♂ auch davon abhängt, zu welchem Zeitpunkt in der Entwicklung einer Kolonie es seine reproduktive Phase beginnt, dürften größere ♂ insgesamt im Vorteil gegenüber kleineren ♂ sein, da sie sich auch unter hohem Konkurrenzdruck Zugang zu quieszenten ♀-Deutonymphen verschaffen können. Der erzielte Gesamtproduktionserfolg sollte folglich für größere und kleinere ♂ unterschiedlich ausfallen. Da die Größe der ♂ wahrscheinlich durch Umweltfaktoren bestimmt wird, liegt der Schluß nahe, daß es sich bei *Tetranychus*-♂ um den Fall bedingungsabhängiger, reversibler Strategien mit ungleicher Auszahlung handelt (Parker 1984).

Literaturverzeichnis

- BORTZ, J. (1985): Lehrbuch der Statistik für Sozialwissenschaftler. Springer Verlag, Berlin
- BRODIE, P.F. (1975): Cetacean energetics, an overview of intraspecific size variation. *Ecology* 56: 152-161
- CONE, W.W. (1979): Pheromones of *Tetranychidae*. In: Recent Advances in Acarology (1). Rodriguez, J.G. (ed.), Academic Press, New York & London, pp. 137-145
- DAVIES, N.B. & T.R. HALLIDAY (1977): Optimal mate selection in the toad *Bufo bufo*. *Nature* 269: 56-58
- DOWNHOWER, J.F. (1976): Darwin's finches and the evolution of sexual dimorphism in body size. *Nature* 263: 558-563
- DUNHAM, P., ALEXANDER, T. & A. HURSHMAN (1986): Precopulatory mate guarding in an amphipod, *Gammarus lawrencianus* Bousfield. *Anim. Behav.* 34: 1680-1686
- ELWOOD, R., GIBSON, J. & S. NEIL (1987): The amorous *Gammarus*: size assortative mating in *G.pulex*. *Anim. Behav.* 35: 1-6
- EMLEN, S.T. & L.W. ORING (1977): Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223
- EVERSON, P.R. & J.F. ADDICOTT (1982): Mate selection strategies by male mites in the absence of intersexual selection by females: a test of six hypotheses. *Can. J. Zool.* 60: 2729-2736
- GRAFEN, A. & M. RIDLEY (1983): A model of mate guarding. *J. theor. Biol.* 102: 549-567
- MANNING, J.T. (1975): Male discrimination and investment in *Asellus aquaticus* (L.) and *A.meridianus* Racovitza (Crustacea:Isopoda). *Behaviour* 55: 1-14

- MAYNARD-SMITH, J. (1978): Optimization theory in evolution. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9: 31-56
- MITCHELL, R. (1972): Growth and population dynamics of a spider mite (*Tetranychus urticae* K., Acarina:Tetranychidae). *Ecology* 54: 1349-1355
- PARKER, G.A. (1970a): The reproductive behaviour and the nature of sexual selection in *Scatophaga stercoraria* L. (Diptera:Scatophagidae). II. The fertilization rate and the spatial and temporal relationships of each sex around the site of mating and oviposition. *J. Anim. Ecol.* 39: 205-228
- PARKER, G.A. (1974): Courtship persistence and female-guarding as male time investment strategies. *Behaviour* 48: 157-184
- PARKER, G.A. (1978): Evolution of competitive mate searching. *Ann. Rev. Entomol.* 23: 173-196
- PARKER, G.A. (1978): Searching for mates. In: *Behavioural Ecology. An evolutionary approach*. Krebs, J.R. & N.B. Davies (eds.), Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 214-244
- PARKER, G.A. (1984): Evolutionary stable strategies. In: *Behavioural Ecology. An evolutionary approach*. Krebs, J.R. & N.B. Davies (eds.), Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 30-89
- PENMAN, D.R. & W.W. CONE (1972): Behaviour of male twospotted spider mites in response to quiescent female deutonymphs and to the web. *Ann. Ent. Soc. Am.* 65: 1289-1293
- POTTER, D.A. (1978): Functional sex ratio in the carmine spider mite. *Ann. Ent. Soc. Am.* 71: 218-222
- POTTER, D.A. & D.L. WRENSCH (1978): Interrupted matings and the effectiveness of second inseminations in the two-spotted spider mite. *Ann. Ent. Soc. Am.* 71: 882-885
- RIDLEY, M. (1983): *The explanation of organic diversity*. Clarendon Press, Oxford

- SACHS, L. (1971): Statistische Auswertungsmethoden. Springer Verlag, Berlin
- SEARCY, W.A. (1980): Optimum body sizes at different ambient temperatures: an energetics explanation of Bergmann's rule. J. theor. Biol. 83: 355-386
- SIEGEL, S. (1956): Nonparametric statistics for the behavioral sciences. McGraw Hill Book Co. Inc., New York
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. (1981): Biometry. Freeman & Co., San Francisco
- WARD, P. (1983): The effects of size on the mating behaviour of the dung fly *Sepsis cynipsea*. Behav. Ecol. Sociobiol. 13: 75-80
- WARD, P. (1984): The effects of size on the mating decisions of *Gammarus pulex* (Crustacea, Amphipoda). Z. Tierpsychol. 64: 174-184
- YAMAMURA, N. (1987): A model of correlation between precopulatory guarding and short receptivity to copulation. J. theor. Biol. 127: 171-180

Zusammenfassung

1986 und 1987 wurde das Paarungsverhalten von ♂♂ der Gemeinen Spinnmilbe *Tetranychus urticae* im Freiland und im Labor untersucht. *Tetranychus*-♂♂ sind polygyn und konkurrieren um die noch subadulten ♀♀, sogenannte quieszente ♀-Deutonymphen. Im Paarungsverhalten der ♂♂ lassen sich vier Alternativen aufzeigen: Suchen, Bewachen, Erobern und Lauern. Für welche davon sich ein ♂ 'entscheidet', hängt von seiner Konkurrenzfähigkeit, der Dichte quieszenter ♀-Deutonymphen und dem operationalen Geschlechterverhältnis ab.

Im Freiland lebten die Milben in einem Wald in Südfrankreich auf dem Wohlriechenden Veilchen als Wirt. Während der Saison war es 1986 wärmer und trockener als 1987. Dies wirkte sich auf die von der Umwelt bestimmte Körpergröße der ♂♂ aus: 1986 waren die ♂♂ im Mittel größer als 1987. In beiden Jahren wurden in den Kolonien zahlreiche Raubfeinde angetroffen, die den Bestand der Subadulten dezimierten, adulte ♂♂ und quieszente ♀-Deutonymphen jedoch nicht beeinträchtigten. ♂♂ und quieszente ♀-Deutonymphen kamen weniger dicht vor, als von Laborpopulationen bekannt ist. Die Dichte quieszenter ♀-Deutonymphen und das operationale Geschlechterverhältnis veränderten sich im Laufe der Entwicklung einer Kolonie. Die in einer Woche im Untersuchungsgebiet vorhandenen Kolonien streuten breit bezüglich dieser Parameter.

Die Konkurrenzfähigkeit eines ♂ hängt von seiner Größe ab. Im Labor wurde untersucht, wie sich die relative Größe eines ♂ auf seine Chancen beim Bewachen und Erobern von ♀-Deutonymphen auswirkt. *Tetranychus*-♀♀ wurden bereits wenige Minuten nach ihrer Reifehäutung begattet. Mit steigendem operationalem Geschlechterverhältnis sanken die Chancen der ♂♂, gerade geschlüpfte ♀♀ zu finden, die noch nicht

mit anderen ♂♂ kopuliert hatten; die ♂♂ gingen immer mehr dazu über, quieszente ♀-Deutonymphen bis zu ihrer Reifehäutung zu bewachen. Allerdings mußten ♂♂ die von ihnen bewachte ♀-Deutonymphe umso häufiger gegen Rivalen verteidigen, je höher das operationale Geschlechterverhältnis war. Diese Kämpfe dauerten länger und waren intensiver als Kämpfe ohne Bezug zum ♀. Bewachte das größere ♂, so fanden seltener als erwartet Kämpfe auf höchster Kampfstufe statt; bewachte das kleinere ♂, dann wurde häufiger als erwartet auf höchster Kampfstufe und vom Trend her vergleichsweise länger gekämpft. Das Risiko, in Kämpfen immobilisiert oder getötet zu werden, war sehr gering, wenn ♂♂ eines Stammes (wildtyp) gegeneinander kämpften; kämpften dagegen ♂♂ zweier verschiedener Stämme (wildtyp und albino) gegeneinander, so war das Kampfisiko insgesamt höher. Für keines der größeren, bewachenden ♂♂, wohl aber für die kleineren, bewachenden ♂♂ bestand ein erhebliches Risiko, verletzt oder getötet zu werden. Größere ♂♂ waren im Erobern bereits bewachter ♀-Deutonymphen wesentlich erfolgreicher als kleinere ♂♂. Außerdem hatten größere ♂♂ bessere Chancen als kleinere, das von ihnen bewachte ♀ als erster zu begatten. Die Größe der ♂♂ war auch in Zusammenhang mit der Kopuladauer von Bedeutung: Bei *Tetranychus* hat das erste kopulierende ♂ Vorrang bei der Besamung der Eier. ♀♀ wurden immer mehrmals begattet. Die erste Kopula dauerte im Mittel länger als die zweite und alle folgenden. ♂♂ kopulierten beim ersten Mal mit einem ♀ umso länger, je absolut größer sie waren. Mit steigendem operationalen Geschlechterverhältnis kam es immer häufiger zu Störungen der ersten Kopula. Größere ♂♂ wurden von kleineren Rivalen allerdings weniger effektiv gestört: Sie kopulierten länger als kleinere ♂♂, die gestört wurden.

Lauern war mit geringem Aufwand und Risiko verknüpft, führte aber nur selten zum Erfolg. Kleinere ♂♂ schienen häufiger zu lauern als größere ♂♂. Kleinere ♂♂ schienen außerdem häufiger abzuwandern als größere. ♂♂ wanderten vergleichsweise häufiger ab, wenn in der Kolonie die ♂♂ überwogen.

Im Freiland und im Labor wurde überprüft, wie die optimale Dauer des Bewachens von der Größe der quieszenten ♀-Deutonymphe, der relativen Größe der ♂♂, der Dichte quieszenter ♀-Deutonymphen und dem operationalen Geschlechterverhältnis abhängt.

Je größer eine quieszente ♀-Deutonymphe war, desto mehr Töchter produzierte sie als adultes ♀. Größe und Reife quieszenter ♀-Deutonymphen waren voneinander unabhängig. *Tetranychus*-♂♂ trafen ihre Wahl anhand eines Abgleichs zwischen Größe und Reife: Im Wahlversuch zogen die ♂♂ größere, reifere ♀-Deutonymphen kleineren, weniger reifen vor. Größere wurden auch dann bewacht, wenn sie weniger reif waren; kleinere wurden nur bewacht, wenn sie reifer waren.

Größere und kleinere ♂♂ reagierten unterschiedlich auf Veränderungen der Dichte quieszenter ♀-Deutonymphen und des operationalen Geschlechterverhältnisses: Größere und kleinere ♂♂ bewachten mit steigender Dichte quieszenter ♀-Deutonymphen selektiver reife ♀-Deutonymphen. Nur kleinere ♂♂ bewachten mit steigendem operationalen Geschlechterverhältnis weniger selektiv.

Im Laufe der Entwicklung einer Kolonie ändert sich die Konkurrenzsituation für die ♂♂. Der Gesamtreproduktionserfolg eines ♂ hängt von dem Zeitpunkt ab, zu dem es seine reproduktive Phase beginnt. Kleinere ♂♂ hatten gleich gute Fortpflanzungschancen, wenn wenig Konkurrenz zwischen ♂♂ herrschte; unter hohem Konkurrenzdruck waren sie dagegen im Nachteil. Insgesamt mußten größere ♂♂ pro begatteter ♀ weniger Aufwand treiben als kleinere. Da größere ♂♂ außerdem wahrscheinlich

eine vergleichsweise höhere Lebenserwartung haben, werden sie einen höheren Gesamtproduktionserfolg erzielen als kleinere. Es ist anzunehmen, daß bei *Tetranychus*- $\sigma\sigma$ der Fall bedingungsabhängiger, reversibler Strategien mit ungleicher Auszahlung vorliegt.

Danksagung

Ich danke Herrn Prof.W.Wickler, der mir die Möglichkeit gab, dieses Thema zu bearbeiten und mich aus Mitteln der Max-Planck-Gesellschaft unterstützte.

Die Arbeit wurde außerdem durch ein Stipendium des 'Centre National de la Recherche Scientifique' gefördert.

Herr Prof.A.Heymer hat wesentlich dazu beigetragen, daß ich die Feldstudie in Frankreich durchführen konnte.

Herr Dr.P.Vogel gab wesentlich Anstöße bei der Themenfindung.

Frau Dr.U.Seibt, Herrn Dr.W.Arnold, Herrn Dr.habil.J.Lamprecht, Herrn Dr.habil.F.Trillmich und Herr Prof.W.Wickler haben die Arbeit kritisch kommentiert. Hierfür danke ich ihnen allen ganz herzlich.

Auch die Mitstreiter des 'Wickler-Cafe' haben mir immer wieder neue Denkanstöße gegeben.

Allen Mitarbeitern der Abteilung Acarologie am Zoologischen Institut der Universität von Montpellier danke ich für die Hilfsbereitschaft und das Interesse an meiner Arbeit. Zu nennen sind Herr D.Cotton, in dessen Labor ich mich in beiden Jahren während der Freilandsaison ungehindert ausbreiten durfte, Dr.G.Fauvel, Prof.J.Gutierrez, Dr.S.Kreiter und Prof.F.Leciant.

Bei der Bestimmung der Raubfeinde gaben Prof.L.Bournier (Thrypsidae), Prof.R.Coutin (Cecidomyiidae) und Dr.S.Kreiter (Phytoseidae) letzte Sicherheit.

Frau Barbara Knauer gilt mein besonderer Dank: Sie fertigte die Abbildungen an und kommentierte die Arbeit kritisch.

Herrn Dieter Schmidl danke ich für die Abzüge sowie für insgesamt einige Liter Kaffee, die ihren Zweck nie verfehlten.

Frau Agnes Türk und Herr Theo Daxlberger lasen den Text Korrektur.

Theo Daxlberger steuerte so manche gute Idee bei und half mir über die weniger erfreulichen Phasen während der Entstehung dieser Arbeit hinweg. Dafür danke ich ihm ganz herzlich.

Lebenslauf

30.09.1958	geboren in Fürth i. Bay.
1965 - 1969	Grundschule, Fürth
1969 - 1977	Helene-Lange-Gymnasium, Fürth
Juni 1977	Abitur
1977 - 1983	Studium der Biologie an der Friedrich-Alexander-Universität, Erlangen-Nürnberg
1982	Diplomarbeit bei Herrn Prof.Dr.W.Haupt am Botanischen Institut (II) der Friedrich-Alexander-Universität, Erlangen-Nürnberg
Mai 1983	Diplom
Juni - November 1983	Anstellung als Diplombiologin am Botanischen Institut (II) der Friedrich-Alexander-Universität, Erlangen-Nürnberg
Dezember 1983	Wechsel ans Max-Planck-Institut für Verhaltens- physiologie, Seewiesen
Oktober 1985	Beginn der Doktorarbeit bei Herrn Prof.Dr.W.Wickler

